ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

13

501
N. M.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

ZOOLOGIE

SMITHSONIAN
LIBRARY

Droits de traduction et de reproduction réservés.

SMITHSONIAN
LIBRARY

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

ET

PALÉONTOLOGIE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. A. MILNE-EDWARDS

TOME PREMIER

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1896

505.44
8e ser.
t. 1
1896

SUR LA

CLASSIFICATION DES LITHODINÉS

ET SUR LEUR DISTRIBUTION DANS LES OCÉANS

Par M. E.-L. BOUVIER.

Ce mémoire est destiné à servir de complément à celui que j'ai publié l'année dernière sur la morphologie générale et les affinités des Lithodinés (*94*). Dans ce dernier travail j'avais admis sans conteste les classifications de Brandt (*49*,*50*) et de Stimpson (*59*) parce que je les trouvais, comme aujourd'hui encore, absolument satisfaisantes, et je m'étais borné à comparer minutieusement les nombreuses formes que j'avais entre les mains avec celles qu'ont figurées et décrites les autres observateurs. Mais comme les groupements génériques de Brandt et de Stimpson ont été fortement modifiés par M. Schalfeew (*92*) dans un opuscule qui m'avait échappé, et par M. Benedict (*94*) dans un travail tout récent, je crois qu'il est bon de réunir actuellement, dans un tableau d'ensemble, toutes les espèces connues de la sous-famille, et de montrer quelle valeur peuvent avoir les modifications génériques qu'on a voulu y introduire. Il ne sera pas moins utile, je pense, de jeter un coup d'œil sur la répartition des Lithodinés ; malgré les problèmes que soulève cette question, aucun naturaliste ne s'en est occupé depuis Brandt (*49*), et c'est un sujet presque neuf que j'ai abordé en développant ce chapitre dans la dernière partie du présent mémoire.

CLASSIFICATION DES LITHODINÉS.

A. **Hapalogastrica**. — *Hapalogaster inermis*. — Dans le

travail auquel j'ai fait allusion ci-dessus, M. Schalfeew a décrit et figuré un certain nombre d'Hapalogastriques nouveaux, entre autres une espèce qu'il désigne sous le nom d'*Hapalogaster Brandti* (*92*, p. 330) et qu'il considère comme assez semblable, sinon identique, à l'*H. inermis* Stimpson. Un exemplaire mâle de cette dernière espèce se trouvant dans la collection du Muséum, je l'ai attentivement comparé à la figure et à la description que M. Schalfeew a données de son *H. Brandti;* il y a corrélation absolue dans tous les caractères et l'on peut affirmer que les individus décrits sous le nom d'*H. Brandti*, appartiennent réellement à l'espèce de Stimpson. Ce lithodiné paraît se trouver sensiblement au même degré d'évolution que l'*Hapalogaster cavicauda*, en ce sens que la partie médiane de son 2e segment abdominal n'est occupée que par des nodules faiblement calcifiés, mais comme il s'en distingue : 1° par la disparition complète, chez la femelle, des pièces eupaguriennes droites des trois segments suivants (femelle étudiée par M. Schalfeew) ; 2° par l'atrophie également complète, chez le mâle, des pièces droite et gauche de ces segments (mâle du Muséum) ; 3° par la présence de nombreux petits nodules sur toute la surface dorsale comprise entre le 2e et le 5e segment abdominal (mâle du Muséum), on est en droit de conclure qu'il se trouve à un stade évolutif un peu plus avancé que l'*Hapalogaster cavicauda.*

Distinction des genres Dermaturus *et* Hapalogaster. *L'*OEdignathus Gilli (*Benedict*) *est un Dermaturus.* — Ce dernier caractère mérite d'attirer l'attention, car il distingue fort nettement l'*Hapalogaster cavicauda* de l'*H. inermis ;* dans la première espèce, la membrane dorsale des segments abdominaux 3, 4 et 5 est mince, transparente, sans trace de nodules chitineux et de calcification, en dehors des pièces eupaguriennes ; — dans la seconde il est épais, coriace, opaque et totalement serti de nodules plus ou moins calcifiés. En dehors de cette différence qui s'explique vraisemblablement par l'évolution un peu plus avancée de l'*H. inermis*, il en est

d'autres plus frappantes qu'on est en droit d'attribuer à des différences dans le mode d'adaptation, c'est-à-dire dans les habitudes et le genre de vie de ces animaux. Les téguments de l'*H. cavicauda* sont minces et peu consistants, la carapace et le rostre sont aplatis, les pattes sont larges, déprimées et susceptibles de se juxtaposer étroitement les unes contre les autres, les pinces sont à peine convexes sur la face externe et sensiblement triquètres, enfin l'axe d'articulation du propodite avec le carpe se dirige verticalement du bord interne de la face supéro-externe au bord interne de la face inférieure, et permet par conséquent aux pinces soit de se mouvoir dans un plan horizontal, soit de venir loger la partie interne de leur base dans une dépression de la face externe du carpe. Tous ces caractères sont ceux des Porcellanes, et prouvent manifestement que l'*H. cavicauda* présente le genre de vie et le mode d'adaptation de ces animaux ; assez semblable d'aspect à la *Porcellana longicornis* de nos côtes, il doit se blottir comme elle au-dessous des pierres immergées, en d'étroits espaces où il se tapit en s'aplatissant le plus possible ; c'est là qu'il passe vraisemblablement son existence presque entière, abrité autrement que les Pagures, mais en somme aussi efficacement, et présentant comme eux une carapace mince, que découpe en arrière et sur les flancs un réseau de lignes où toute trace de calcification a disparu.

Bien différentes sont l'apparence et la structure externe de l'*Hapalogaster inermis :* la carapace de cette espèce est assez convexe, surtout au niveau de la région gastrique, et ne diffère nullement, à ce point de vue, de celle des Crabes proprement dits ; le rostre est renflé en carène du côté dorsal ; les pattes ambulatoires sont subcylindriques et incapables de se juxtaposer étroitement, par de larges faces inclinées, comme celles de l'*Hapalogaster cavicauda ;* les pattes antérieures ne sont pas plus déprimées que les précédentes ; les pinces sont très convexes sur leur face supéro-externe et ne présentent pas la surface plane inféro-externe qu'on

observe dans l'*Hapalogaster cavicauda;* enfin l'axe d'articulation du propodite avec le carpe, au lieu de se diriger verticalement, comme dans cette dernière espèce, du bord interne de la face supérieure au bord interne de la face inféro-externe, s'étend très obliquement du bord interne au bord externe de la face supérieure et ne laisse aux pinces que des mouvements obliques de haut en bas et de dehors en dedans, qui ne ressemblent en rien aux mouvements horizontaux si caractéristiques de l'*H. cavicauda.* Étant donnés ces caractères, on peut affirmer que l'*H. inermis* n'habite nullement sous les pierres comme l'*H. cavicauda;* c'est un crustacé libre chez lequel a dû se modifier très rapidement, pour protéger l'animal, la carapace molle et aréolée des Pagures; aussi se fait-il remarquer par la calcification et l'épaississement prononcés de ses téguments et on ne peut retrouver chez lui, à aucun degré, les lignes simplement chitineuses qui forment un réseau sur la partie postérieure et sur les flancs de la carapace des Paguriens et de l'*Hapalogaster cavicauda.*

Si nous passons maintenant aux autres représentants de la tribu des Hapalogastriques, nous n'aurons pas de peine à voir que les uns sont franchement porcellaniformes comme l'*H. cavicauda* et doivent se tapir comme lui sous les pierres, tandis que les autres ont la carapace renflée, les téguments épaissis, les pattes subcylindriques de l'*H. inermis* et doivent, à coup sûr, errer librement comme lui à la manière de presque tous les Crabes. Au premier groupe appartiennent manifestement l'*H. dentata* de Haan, l'*Hapalogaster Mertensi* Brandt dont le Muséum possède un assez bel échantillon et certainement aussi l'*H. Greibnitzki* Schalfeew; dans le second viennent se ranger l'*Hapalogaster inermis* Stimpson étudié plus haut, le *Dermaturus hispidus* Stimpson, dont j'ai pu faire une étude approfondie (*94*, p. 172, 174, fig. 16) et, autant qu'on en peut juger par les figures de M. Schalfeew, le *Dermaturus Mandti* Brandt et l'*Œdignathus Gilli* Benedict; il y aura lieu, toutefois, de faire un

examen plus approfondi de ces deux dernières espèces.

On pourrait appeler Hapalogastriques porcellaniformes les Crustacés du premier groupe et Hapalogastriques cancériens ceux du second, mais puisque des noms particuliers ont été proposés par Brandt pour ces types, je crois qu'il vaut mieux désigner sous le nom générique d'*Hapalogaster* Brandt toutes les espèces porcellaniformes et sous celui de *Dermaturus* Brandt toutes celles qui présentent l'habitus et le genre de vie des Crabes libres.

Dans le premier genre viendraient se ranger sûrement l'*Hapalogaster dentata* (Lomis dentata) de Haan, l'*Hapalogaster cavicauda* Stimpson, l'*H. Mertensi* Brandt et l'*H. Greibnitzki* Schalfeew; dans le second l'*Hapalogaster inermis* Stimpson, le *Dermaturus hispidus* Stimpson, et, probablement aussi, le *Dermaturus Mandti* Brandt et l'*Œdignathus Gilli* Benedict.

Si cette classification modifie la position générique de quelques Hapalogastriques, c'est que les diagnoses proposées par Brandt pour ses deux genres *Hapalogaster* (*50*, p. 269) et *Dermaturus* (*50*, p. 260) n'étaient pas suffisamment précises et ne tenaient pas un compte suffisant des traits essentiels de la structure de ces animaux ; aussi les naturalistes n'ont-ils jamais pu les appliquer correctement et Stimpson, malgré son habileté, en vint même à placer son *H. inermis* dans le genre *Hapalogaster*, malgré les ressemblances étonnantes et les étroites affinités qui le rattachent au *Dermaturus hispidus*.

Frappé par ces faits, et constatant lui-même que certains caractères d'*Hapalogaster* (dilatation de l'avant-dernier article des pattes-mâchoires externes) et des *Dermaturus* (absence de dents latérales sur le céphalothorax et de plaque médiane impaire sur le second segment de l'abdomen) se trouvaient réunis chez certains Hapalogastriques, entre autres chez l'*Hapalogaster cavicauda* Stimpson et l'*H. inermis* Stimpson (*H. Brandtii* Schalfeew), M. Schalfeew a rejeté complètement la classification de Brandt, et a confondu les

deux genres en un seul pour lequel il a conservé le nom d'*Hapalogaster*. Poussant au contraire la division des genres à l'extrême, M. Benedict a proposé de former un genre spécial, qu'il appelle *Œdignathus* (*94*, p. 487), pour les formes qui ont, comme le *Dermaturus inermis*, les articles terminaux des maxillipèdes externes très dilatés.

En fait M. Schalfeew et M. Benedict n'ont vu qu'un côté de la question ; le premier a entrevu les analogies qui existent entre quelques-unes des espèces précédentes, le second n'a vu que leurs différences, mais ni l'un ni l'autre n'ont tenu compte des caractères adaptatifs sur lesquels j'ai suffisamment insisté ci-dessus. Ces caractères ont une importance fondamentale, car ils nous montrent, comme je le disais antérieurement (*94*, p. 173 et 199), que les *Hapalogaster* forment, dans la tribu des Lithodinés, un rameau particulier qui ne paraît conduire à aucune forme connue, tandis que les *Dermaturus* se modifient progressivement et, par l'intermédiaire du *D. hispidus*, conduisent aux Néolithodes et aux Lithodes typiques. Ces relations phylogénétiques ne me paraissent guère discutables, mais M. Schalfeew les mettrait tout à fait hors de conteste s'il voulait bien examiner les spécimens *femelles* d'Hapalogastriques que possède le Muséum de l'Académie des sciences de Saint-Pétersbourg ; on sait, en effet, que les femelles d'*Hapalogaster* sont dépourvues de fausses pattes sexuelles sur le premier segment abdominal, tandis que les Lithodinés normaux (Ostracogastriques) en présentent toujours une paire ; cette paire de fausses pattes existe-t-elle chez les représentants femelles du genre *Dermaturus?* je le suppose, mais en le constatant lui-même, M. Schalfeew soumettrait à une vérification rigoureuse, les hypothèses formulées sur l'origine des Ostracogastriques (Bouvier, *94*, p. 180), et rendrait ainsi un réel service à la science.

Affinités du genre Placetron *Schalfeew ; son identité avec le genre* Lepeopus *Benedict.* — S'il y a eu lieu de critiquer la réunion en un seul genre des deux formes adaptatives

différentes auxquelles nous avons conservé les noms de *Dermaturus* et d'*Hapalogaster*, il est juste de reconnaître, par contre, que M. Schalfeew a été heureusement inspiré quand il a proposé la formation du genre nouveau *Placetron* (*92*, p. 333) pour un Hapalogastrique curieux provenant, comme tous les autres représentants du même groupe, des régions septentrionales du Pacifique.

Le *Placetron Wossnesenskii* Schalfeew (*92*, p. 333, fig. 6) se distingue des *Dermaturus* et des *Hapalogaster* par ses pattes allongées, par ses pinces subégales et terminées en pointe cornée, et par le tubercule qu'il présente sur la face sternale entre la base d'insertion des pattes antérieures ; mais ce qui le caractérise surtout, et ce qui permet de lui attribuer une place à part dans le groupe, c'est la structure de son 2e segment abdominal dont les deux pièces marginales deviennent confluentes et occupent, avec les deux pièces latérales, la surface dorsale tout entière du segment. Par la soudure en pièces définitives contiguës des nodules calcifiés de ce segment, de même que par l'atrophie complète, chez la femelle, des pièces eupaguriennes droites des 3 segments suivants, le *Placetron Wossnesenskii* se place exactement au même stade évolutif que l'*Hapalogaster dentata* de Haan et le *Dermaturus hispidus* Stimpson ; mais les nodules ne se sont pas soudés de la même manière, ils ont constitué sur le second segment abdominal deux énormes plaques latérales qui ont envahi la surface entière du segment au détriment de la pièce médiane qui a ainsi complètement disparu. Cette disposition anormale nous donne la confirmation de ce fait (Bouvier, *94*, p. 178) que les pièces définitives de l'abdomen des Lithodinés (segments 2 à 5), sont des formations secondaires sans homologie aucune avec les pièces abdominales des Paguriens ; elle nous montre en outre que les Placetrons, malgré leur ressemblance extérieure avec les *Dermaturus*, ne sauraient conduire comme eux aux Lithodinés ostracogastriques : de même que les *Phyllolithodes* dans ce dernier groupe, les

Placetron représentent des formes aberrantes dans la tribu des Hapalogastriques ; leur point de départ est probablement le même que celui des *Dermaturus*, mais ils ont évolué dans un sens différent et ils forment de la sorte, aujourd'hui du moins, un genre complètement isolé dans la sous-famille des Lithodinés.

Le *Lepeopus forcipatus* Benedict (*94*, p. 488), espèce pour laquelle M. Benedict a établi très récemment le genre *Lepeopus*, ne se distingue guère du *Placetron Wossnesenskii* que par son angle antéro-latéral un peu plus saillant, et par la longueur plus réduite de ses chélipèdes qui arrivent seulement jusqu'au milieu du propodite des pattes ambulatoires antérieures, au lieu d'atteindre son extrémité ; tous les autres caractères paraissent identiques. Les deux espèces habitent les eaux américaines du Pacifique subarctique et peut-être y aura-t-il lieu plus tard de les réunir en une seule. Dans tous les cas, bien que M. Benedict n'ait pas étudié en détail le 2e segment abdominal, qu'il se contente de décrire comme très étendu, les deux espèces appartiennent certainement au même genre, et comme la dénomination de *Placetron* est antérieure à celle de *Lepeopus*, ce dernier nom générique doit disparaître.

B. **Ostracogastrica**. — *Neolithodes*. — M. Benedict (*94*, p. 480-482) a décrit également deux Lithodinés qui ne diffèrent de la *Neolithodes Agassizi* Smith que par des caractères spécifiques et qui appartiennent certainement, comme elle, au genre *Neolithodes* A. Milne-Edwards et E.-L. Bouvier.

L'une de ces espèces, la *Lithodes Goodei*, paraît tout à fait identique à la *Neolithodes Grimaldii* A. Milne-Edwards et E.-L. Bouvier, et doit être identifiée avec elle. M. Benedict a consciencieusement comparé la *L. Goodei* à la *Neolithodes Agassizi* et il a très justement démontré que ces deux espèces sont distinctes, que la seconde se trouve sous une latitude plus méridionale que la première et à des profondeurs moins grandes, enfin que plusieurs exemplaires décrits par M. Smith et par M. Verrill sous le nom de *L. Agassizi*

appartiennent en réalité à la première des deux espèces précitées. De ce fait, la *Neolithodes Grimaldii* (= *Lithodes Goodei*) se trouve signalée dans beaucoup de points qu'on croyait occupés par la *N. Agassizi*, mais, contrairement à cette dernière espèce, elle reste localisée tout de même au voisinage des côtes orientales de l'Amérique du Nord.

La *Lithodes diomedeæ* Benedict, qui habite au large des côtes chiliennes, est une espèce très voisine de la *Neolithodes Grimaldii* dont elle se distingue surtout par les doigts plus grêles des pinces et par la présence d'une très grande épine sur l'ischiopodite des pattes ambulatoires. M. Benedict ne décrit pas l'abdomen de cette espèce, mais comme il relève les différences qui la distinguent de la précédente, on est en droit de croire que l'abdomen est identique dans les deux espèces, et qu'elles appartiennent l'une et l'autre au genre *Neolithodes*.

Paralithodes. — Les *Paralithodes* ressemblent aux *Neolithodes* et se distinguent des *Lithodes* par la présence de cinq pièces distinctes sur le 2e segment abdominal, mais elles s'éloignent des premières et se rapprochent des secondes par le développement presque constant d'une saillie rostrale dorsale, et par l'existence d'une série de pièces marginales et de trois pièces latérales sur les côtés de la surface abdominale qui correspond aux segments 3 à 5. La présence d'un acicule bien développé les distingue à la fois des Lithodes et des Néolithodes.

Il est fâcheux que M. Benedict n'ait pas indiqué les caractères de l'abdomen dans les nombreuses espèces nouvelles qu'il attribue au genre *Lithodes*. Je pense toutefois que deux d'entre elles, la *L. Rathbuni* (*94*, p. 482) et la *L. californiensis* (*94*, p. 483) doivent se ranger dans le genre *Paralithodes*, et non parmi les Lithodes, parce qu'elles sont munies d'un acicule et d'une saillie dorsale bien développée. J'en dirai autant de la *L. turritus* (*92*, p. 320) Ortmann, qui présente le même caractère, mais dont on ne connaît pas l'abdomen.

Lithodes. — Dans le genre *Lithodes* la pièce centrale du 2e segment abdominal se fusionne avec les pièces latérales et celles-ci, très fréquemment, se fusionnent à leur tour avec les pièces marginales ; dans ce dernier cas le segment ne paraît plus formé que par une seule pièce. Les autres segments abdominaux ressemblent à ceux des Paralithodes et la saillie rostrale est toujours bien développée. L'acicule reste à l'état rudimentaire dans ce genre, toutefois il est bien développé 2 fois sur 20 dans la *L. antarctica* (Bouvier *94*, p. 181) et M. Faxon l'a observé sur l'antenne droite (*93*, p. 167) mais non sur l'antenne gauche, dans l'unique exemplaire qui soit connu de la *L. panamensis.* Il est à noter que les pièces marginales du 2e segment abdominal sont encore distinctes dans ces deux espèces, comme dans les Paralithodes, et que, dès lors, la présence anormale d'un acicule, chez certains de leurs représentants, trouve son explication naturelle dans l'atavisme.

Ainsi composé, le genre *Lithodes* comprend, outre les formes que j'ai signalées dans mon précédent mémoire, les trois espèces suivantes : *L. panamensis* Faxon (*93*, p. 166), *L. Couesi* et *L. æquispina* Benedict (*94*, p. 481).

Je ne pense pas que M. Benedict (*94*, p. 483) soit dans le vrai quand il identifie la *L. spinosissima* Brandt avec la *P. camtschatica* Tilesius; on sait en effet (voir Bouvier *94*, Pl. XII, fig. 3a à 3b) que la *L. camtschatica* présente à la base du rostre une saillie dorsale rudimentaire, d'ailleurs terminée par deux pointes ; or, d'après la diagnose de Brandt (*49*, p. 172) la *L. spinosissima* se fait remarquer par sa saillie dorsale simple ; si bien qu'il est sage, jusqu'à plus ample informé, de considérer les deux espèces comme parfaitement distinctes. Je laisse l'espèce de Brandt dans le genre *Lithodes*, mais il est fort possible qu'on soit amené, quand on la connaîtra mieux, à la ranger avec les *Paralithodes*, comme la *P. camtschatica.*

La *L. æquispina* et la *L. Couesi*, que M. Benedict (*94*, p. 481) signale dans la mer de Behring, sont des espèces

représentatives, et peut-être de simples variétés de la *L. maia*. Cette observation s'applique surtout à la *L. Couesi* dont les caractères spécifiques pourraient bien n'être que de simples variations individuelles de cette dernière espèce. D'après M. Benedict, en effet, la *L. Couesi* se distingue de la *L. maia :* 1° par sa saillie dorsale qui est bifide plutôt que bifurquée; 2° par les épines basilaires de cette saillie qui sont situées un peu plus en avant que dans la *L. maia;* 3° par le 2e segment de son abdomen qui porte des tubercules au lieu d'épines; 4° par ces tubercules qui sont plus rapprochés que les épines de la *L. maia*. Mais si l'on observe : 1° que M. Benedict signale lui-même des spécimens de *L. Couesi* dont le rostre est bifurqué (*94*, p. 482); 2° que la position des épines basilaires de la saillie rostrale varie beaucoup dans la *L. maia* (Comp. : Milne-Edwards *49*, Pl. 37, fig. 1 et Leach *15*, Tab. XIV, fig. 1); 3° qu'on peut observer tous les passages entre les vraies épines et de simples tubercules aigus, non seulement dans la *L. maia*, mais dans la *L. antarctica* et probablement dans d'autres espèces de Lithodes, — il y a quelque raison de penser que la *L. Couesi* n'est qu'une variété de *L. maia* propre à la mer de Behring. Nous serons probablement fixés sur ce point quand M. Benedict aura donné les figures et décrit complètement ses nouvelles espèces de Lithodes.

Pour terminer les observations relatives à ce genre, j'ajouterai qu'il y a lieu de conserver à la Lithode qui habite la région froide et tempérée de l'Atlantique septentrional le nom de *L. maia* que lui avait donné Linné. Cette espèce, en effet, a été parfaitement figurée par Leach en 1815 sous le nom de *L. maia* (*15*, Tab. XIV) et le nom de *L. arctica*, sous lequel l'a désignée Lamarck, ne remonte pas au delà de 1818 (*18*, p. 240).

Acantholithus. — M. Ortmann (*92*, 322) a fait justement observer que Stimpson (*59*, p. 231) avait mal précisé les caractères du genre *Acantholithus*, parce que l'abdomen de l'*Acantholithus* (Lithodes) *hystrix* se trouvait inexactement

figuré dans de Haan (*50*, Tab. XLVII, fig. 1[b]). J'ai moi-même attiré l'attention sur ces inexactitudes dans mon premier mémoire sur les Lithodinés (*94*, p. 183). Partant de ce fait, et considérant que l'*Acantholithus hystrix* présente, comme les *Paralomis*, deux séries de trois pièces latérales et une série intermédiaire de trois pièces médianes, M. Ortmann a supprimé le genre *Acantholithus* et rangé l'espèce de de Haan dans le genre *Paralomis*.

Il ne me paraît pas utile d'adopter la modification proposée par M. Ortmann. Sans doute les pièces latérales et médianes de l'*A. hystrix* sont semblables à celles des Paralomis, mais Stimpson avait considéré comme caractéristique des Acantholithes l'acicule bizarrement tronqué de cette dernière espèce (*Antennarum aciculum truncatum*) et j'ai fait remarquer pour ma part (*94*, p. 183) que les Acantholithes se distinguent des Paralomis, non seulement par leur test extraordinairement épineux, mais par la fusion des pièces marginales du 3e segment abdominal avec les pièces latérales correspondantes. A l'aide de ces trois caractères, le genre *Acantholithus* pourra toujours se distinguer aisément du genre *Paralomis* auquel, d'ailleurs, il semble avoir donné naissance.

Echidnocerus et Paralomis. — Tout récemment M. Benedict (*94*, p. 484-486) a modifié moins heureusement encore la classification proposée par Stimpson; ayant examiné un exemplaire de *Paralomis granulosa* Jacq. et Lucas, il a cru y trouver tous les caractères essentiels du genre *Echidnocerus*, et comme ce dernier genre a été proposé par White en 1848, tandis que le genre *Paralomis* ne remonte pas au delà de 1856, comme, d'autre part, l'espèce qui a servi de type pour former le genre *Paralomis* est précisément l'espèce que M. Benedict considère comme un *Echidnocerus*, ce naturaliste en conclut: 1° que le nom de *Paralomis* doit disparaître; 2° qu'il faut créer une dénomination générique nouvelle pour désigner les autres espèces du même genre. D'ailleurs, comme ces espèces lui paraissent appartenir à deux types essentiellement

différents, il remplace la dénomination de *Paralomis* par celles de *Leptolithodes* et de *Pristopus*. Au premier de ces genres appartiendraient la *Paralomis aculeata* Henderson, la *P. aspera* Faxon, la *P. longipes* et deux espèces nouvelles que M. Benedict désigne sous les noms de *Leptolithodes multispinosa* et de *L. papillatus;* au second genre appartiendraient la *P. formosa* Henderson et une espèce nouvelle pour laquelle M. Benedict propose le nom de *Pristopus Verrilli*. La *Paralomis granulosa* Jacq. et Lucas se rangerait, bien entendu, parmi les Échidnocères.

Avant de contester l'observation qui a servi de point de départ aux modifications introduites par M. Benedict dans la classification des Lithodinés, il me paraît nécessaire de dire que les conséquences qu'il en a tirées sont fort contestables et, dans tous les cas, peu propres à simplifier la systématique du groupe. Admettons un instant que la *P. granulosa*, le type primitif du genre, soit bien réellement un Échidnocère, il n'en demeure pas moins que M. Henderson a donné, en 1888, une diagnose du genre *Paralomis* et qu'il a appliqué cette diagnose à deux espèces fort différentes des Échidnocères, la *Paralomis aculeata* et la *P. formosa*. Afin de ne pas compliquer inutilement la nomenclature zoologique, M. Benedict aurait mieux agi, ce me semble, en conservant le nom de *Paralomis* pour ces formes et en plaçant la *P. granulosa* avec les *Echidnocerus*. Il y a là des questions de priorité et une simplification qui ne laissent subsister aucun doute.

En second lieu, même en admettant la nécessité de créer une dénomination générique nouvelle, on ne voit pas trop pour quelles raisons M. Benedict en a proposé deux au lieu d'une seule. Sans doute, il est intéressant de constater que les *Pristopus* diffèrent des *Leptolithodes* par leurs appendices plus comprimés et munis de rangées d'épines moins nombreuses; mais ce caractère est-il suffisant pour distinguer des genres? et n'a-t-il pas plutôt une valeur purement spécifique? En lui attribuant une importance qu'il n'a cer-

tainement pas, M. Benedict en est arrivé à séparer la *P. formosa* Henderson, de la *P. aspera* Faxon, malgré leurs affinités qui sont très grandes, et à rapprocher cette dernière de la *P. aculeata* et de la *P. longipes* qui n'en sont certainement pas plus éloignées.

Au reste, l'observation qui a servi de point de départ à la réforme proposée par M. Benedict est loin d'être suffisamment fondée. La *P. verrucosa* se rapproche bien des Échidnocères par un certain nombre de caractères, notamment par la forme anguleuse de ses pattes ambulatoires qui peuvent se juxtaposer étroitement, et par le lobe interne saillant du carpe de ses chélipèdes ; mais, à côté de ces caractères communs, combien de différences essentielles! Les pattes ambulatoires de la *P. verrucosa*, surtout chez les adultes, sont remarquablement plus longues et plus grêles que celles des Échidnocères ; le lobe du carpe des chélipèdes, au lieu d'être développé en une lame interne très saillante et propre à recouvrir les appendices buccaux, n'a que des dimensions fort restreintes et ne sert que très imparfaitement à ce dernier usage; la face externe du même article ne présente aucune trace de la gouttière respiratoire qui est toujours plus ou moins accentuée chez les *Echidnocerus*, les pinces ne paraissent pas se loger, comme dans ce dernier genre, entre les articles basilaires hauts et écartés qui rattachent les pattes antérieures au thorax; la carapace est triangulaire, ovoïde ou cordiforme au lieu d'avoir la forme pentagonale ou heptagonale qu'elle présente chez les Échidnocères; l'acicule n'a qu'un petit nombre d'épines; le rostre, enfin, est toujours plus ou moins aigu et ne présente pas les formes lourdes et obtuses qu'on observe dans ce dernier genre.

Un des caractères essentiels des Échidnocères est le développement latéral exagéré qu'acquiert la carapace depuis le milieu de la région gastrique jusqu'au milieu des régions branchiales ; en ces points, elle s'étend sur les côtés sous la forme d'un toit qui recouvre une grande partie des

méropodites des pattes ambulatoires. Grâce à ces expansions, la carapace devient plus large que longue et acquiert la forme heptagonale que j'ai signalée plus haut : les deux côtés antérieurs de l'heptagone s'étendent obliquement du bord frontal jusqu'au niveau du tiers postérieur de l'aire gastrique ; les deux suivants, presque parallèles entre eux et à l'axe du corps, dépassent un peu en arrière le milieu de l'aire cardiaque, les trois derniers, enfin, sont constitués, en arrière par le bord postérieur, sur les côtés par des lignes comprises entre ce dernier et les bords parallèles de la carapace. On n'observe rien de semblable dans la *Paralomis verrucosa*, et c'est à peine si ses bords latéraux sont plus aigus que dans les autres Lithodinés.

Il est d'ailleurs un caractère qui distingue nettement tous les *Paralomis*, y compris la *P. verrucosa*, des divers représentants du genre Échidnocère. Chez les *Paralomis* les pièces marginales du 3e segment abdominal sont soudées aux pièces latérales correspondantes, tandis qu'elles sont complètement indépendantes de ces dernières chez les *Echidnocerus*. Ce caractère prouve que les *Paralomis* sont à un stade évolutif plus avancé que les Échidnocères ; il est facile à constater et se prête aisément à la distinction des deux genres.

Pour terminer cette étude relative aux *Paralomis*, j'ajouterai que l'examen comparatif de nombreux exemplaires de *P. verrucosa* Dana (*52*, p. 428) et de *P. granulosa* Jacq. et Lucas (*53*, p. 94) m'a permis de constater, conformément aux prévisions de Miers (*81*) et de M. Henderson (*88*), que les deux espèces sont parfaitement identiques, et comme le nom de *P. verrucosa* est antérieur à celui de *P. granulosa*, c'est ce dernier qui doit disparaître.

Cryptolithodes, *Rhinolithodes*, *Phyllolithodes*. — Les *Cryptolithodes* présentent le même mode d'adaptation que les *Echidnocerus*, mais leur carapace est bien plus dilatée latéralement, leur rostre est très aplati, et toute trace de crête et de gouttière respiratoire disparaît sur le carpe de leurs

chélipèdes. Ce genre comprend actuellement cinq espèces dont deux seulement sont bien connues, la *C. typica* Brandt et la *C. sitchensis* Brandt ; la *C. brevifrons* Miers et la *C. expansa* Miers paraissent très voisines de la *C. typica* et la *C. alta fissura* Sp. Bate ne se distingue par aucun caractère de la *C. sitchensis*.

Les *Rhinolithodes* sont des *Paralomis* dont toutes les pièces marginales de l'abdomen se sont confondues avec les pièces latérales. Parmi les trois espèces de ce genre, deux sont très voisines et présentent sur la face dorsale du rostre une saillie analogue à celle des Lithodes, ce sont la *L. Wossnesenskii* Brandt et la *L. cristatipes* Faxon ; la *R. biscayensis* M. Edw. et Bouv., qui est la troisième espèce du genre, est certainement à un stade d'évolution moins avancé, car elle n'a pas encore de saillie rostrale et présente à sa place une paire d'épines assez éloignées.

Quant aux *Phyllolithodes*, ils diffèrent de tous les Lithodinés connus par les lacunes noduleuses des pièces de l'abdomen, et se rattachent sans doute directement aux Hapalogastriques. Ce genre ne comprend jusqu'ici que deux espèces, la *P. papillosa* Brandt et la *P. bicornis* Sp. Bate. Cette dernière est certainement fort peu différente de la *P. papillosa*, mais la description qu'en a donnée Sp. Bate (*64*, p. 666) est trop succincte pour qu'on puisse décider si les deux espèces sont identiques.

C. **Genera et Species**. — Pour compléter cette étude sur les Lithodinés, je crois utile de relever ici toutes les espèces actuellement connues de la sous-famille, en indiquant leurs caractères essentiels, leur répartition en surface et en profondeur, et en signalant les meilleures diagnoses et les principales représentations qui en ont été données.

Première Tribu. — **HAPALOGASTRICA**. Brandt *50*, p. 259.

Carapace peu convexe et d'apparence quadrilatère, à front large, rarement couverte de spinules et ordinairement dépourvue sur la face dorsale de tubercules ou d'épines ; 2e segment

abdominal largement visible du côté dorsal et constitué par une paire de pièces marginales et une paire de pièces latérales entre lesquelles se trouvent une pièce ou des nodules calcifiés ; face dorsale des trois segments suivants formée par une membrane unie, ou sertie de fins nodules, dans laquelle se trouvent parfois, surtout dans les femelles, des pièces presque toujours semblables, par leur consistance, à celles des Pagures. Rostre ne dépassant pas les yeux, large, triangulaire et infléchi vers le bas

Tous les représentants de ce groupe paraissent littoraux ou sublittoraux et localisés, jusqu'ici, dans le Pacifique septentrional.

Deuxième Tribu. — **OSTRACOGASTRICA** Brandt *50*, p. 259.

Carapace convexe, ovalaire ou triangulaire, parfois pentagonale ou heptagonale ; front étroit, surface dorsale rarement unie, ordinairement ornée de tubercules, de verrucosités ou de fortes épines; 2e segment abdominal peu visible du côté dorsal et toujours complètement couvert par une paire de pièces marginales, une paire de pièces latérales et une pièce médiane qui sont distinctes ou complètement fusionnées ; face dorsale des trois segments suivants munie de pièces dures et calcaires qui se sont substituées aux pièces chitineuses des Hapalogastriques, et qui sont presque toujours accompagnées de gros nodules calcifiés. Rostre dépassant toujours les yeux, rarement plat et tronqué en avant, le plus souvent grêle, aigu, arqué, et muni de tubercules ou d'épines.

Les Ostracogastriques sont représentés dans la plupart des océans. Leur distribution bathymétrique est très variable.

GENRES DE LA TRIBU DES HAPALOGASTRIQUES.

Habitus des Porcellanes. — Pattes et carapace très déprimées; pinces plus ou moins triquètres, s'articulant avec le carpe suivant un axe vertical qui va du bord interne de la face supérieure au bord interne de la face inféro-externe et qui permet à la pince de se mouvoir dans le sens horizontal. Chélipède droit plus grand que le gauche et dépassant ordinairement l'extrémité des pattes suivantes. Test très mince, avec des lignes non calcifiées en réseau sur les aires branchiales et des épines ou des dents sur les bords latéraux de la carapace. Pas de nodules, sauf parfois en avant, dans la membrane dorsale des segments abdominaux 3 à 5. Avant-dernier article des maxillipèdes externes dilaté; pas d'épine bien sensible à l'extrémité antérieure du propodite des pattes ambulatoires. Femelles dépourvues d'appendices sur le 1er segment abdominal. Animaux se nichant probablement sous les pierres.	*Hapalogaster* Brandt. Gen. I.
Habitus des Crabes. — Pattes et carapace convexes; pinces à deux faces s'articulant avec le carpe suivant un axe qui unit les deux bords de la face supérieure. Test dépourvu de lignes chitineuses sur les aires branchiales, carapace inerme sur ses bords latéraux. Il existe probablement toujours de nombreux petits nodules plus ou moins calcifiés dans la membrane dorsale des segments abdominaux 3-5. Avant-dernier article des maxillipèdes externes très rarement dilaté. Les femelles sont vraisemblablement pourvues d'une paire d'appendices sur le 1er segment abdominal.	Chélipède droit beaucoup plus grand que le gauche et dépassant plus ou moins l'extrémité des pattes suivantes; pinces mobiles de haut en bas et de dehors en dedans, leur axe d'articulation avec le carpe étant dirigé de haut en bas et de dedans en dehors. Pièces latérales du 2e segment abdominal toujours séparées par un large intervalle médian qui peut être nu, envahi par des nodules ou occupé par une pièce médiane qui résulte de la soudure de ces derniers; carapace résistante et très calcifiée; des épines réduites ou nulles à l'extrémité du propodite des pattes ambulatoires. Animaux probablement errants. — *Dermaturus* Brandt Gen. II.
	Pattes longues et assez grêles; pinces probablement mobiles dans le sens vertical, leur axe d'articulation avec le carpe paraissant horizontal. Les pièces latérales du 2e segment abdominal envahissent complètement la région réservée à la pièce médiane qui est, par conséquent, absente; carapace mince (d'après Benedict); trois épines très développées à l'extrémité distale du propodite des pattes ambulatoires. Animaux probablement grimpeurs (Benedict *94*, p. 488). — *Placetron* Schalfeew. Gen. III.

Espèces de la tribu des Hapalogastriques.

Gen. I. — Hapalogaster Brandt.

Brandt *50*, p. 269; Stimpson *58 a*, p. 70; Bouvier *94*, p. 166; Schalfeew *92*, p. 326 (pars). — *Lomis* de Haan *50*, p. 219, *non* Milne-Edwards.

2e segment abdominal protégé, dans sa région médiane, par des nodules calcifiés. Les femelles ont trois pièces contiguës sur chacun des deux bords des segments abdominaux 3-5; le mâle n'a que deux paires de pièces qui sont très petites et séparées dans tous les sens. Pas de dents sur le bord externe des pinces, et deux seulement sur chacun des bords latéraux du céphalothorax.	Sp. 1. *H. cavicauda** Stimpson *58a*, p. 70, et *58*, p. 81, pl. I, fig. 7. — Boas *80*, p. 194, pl. VI, fig. 200 *a* et 200 *b*. — Bouv. *94*, p. 166, pl. XI, fig. 2, pl. XII, fig. 1, 15, 27.	*Haute Californie :* Monterey (Stimpson *58*); cap Mendocino (coll. du Muséum).	Probablement littoral.

2e segment abdominal protégé au milieu par une pièce médiane impaire contiguë aux deux pièces latérales voisines. Pas de pièces chez les mâles sur les segments abdominaux 3 à 5; chez les femelles trois pièces contiguës du côté gauche, aucune du côté droit. Des dents ou des épines nombreuses sur le bord externe des pattes et sur les bords latéraux de la carapace.....	Des dents sur les bords des pattes et de la carapace; test ailleurs inerme. Appendices très aplatis et pinces franchement triquètres.....		Sp. 2. *H.* (Lomis) *dentata* de Haan *50*, p. 219, pl. Q et pl. XLVIII, fig. 2.	*Pacif. septentr.* : Japon (de Haan *50*); Hakodadi et Simoda (Stimpson *58a*); Colonie rosso-américaine (Alaska ?)(Schalfeew *92*).	
	Des épines sur les bords des pattes et de la carapace, de même que sur la face supéro-externe des pinces qui sont peu triquètres. Appendices médiocrement aplatis.....	4 séries longit. d'épines sur la pince droite...	Sp. 3. *H. Mertensi** Brandt *50*, p. 269; Schalfeew *92*, p. 327, fig. 4 et 5 *a*.	*Région orient. du Pacif. septent.* : Ile Sitka (Br. *50*, Schalf. *92*); île Kadjak (Schalf. *92*); Colombie anglaise (Coll. du Muséum).	
		3 séries longit. d'épines sur la pince droite...	Sp. 4. *H. Grebnitzkii* Schalfeew *92*, p. 329, fig. 3*a* et 3 *b* (n'est probablement qu'une variété de l'*H. Mertensi*).	*Mer de Behring et Alaska* : Ile Behring et île Kadjak (Schalfeew *92*).	

Gen. II. — Dermaturus Brandt.

Brandt *50*, p. 260 Stimpson *58 a*, p. 70; Bouvier *94*, p. 172. = *Hapalogaster* (pars) Schalfeew *92*, p. 326 = *Œdignathus* Benedict *94*, p. 487.

Pas de pièce médiane sur le 2e segment abdominal.	Avant-dernier et dernier articles des pattes-mâchoires dilatés en avant; acicule semi-lunaire, plat et convexe en dehors (*Œdignathus* de M. Benedict).	Carapace ornée de lignes ciliées très arquées et limitant des aires presque circulaires; des ornements analogues sur les appendices, sauf sur le chélipède droit qui est orné de tubercules granuleux; bord interne du méropodite et du carpe de cet appendice orné de trois ou quatre lobes saillants.....	Sp. 5. *D.* (Hapalogaster) *inermis** Stimpson *60*, p. 243. = *Hapalogaster Brandti*, Schalfeew *92*, p. 332, fig. 2 et 5 *c*.	*Pacifique septentrional* : Détroit de Puget (Stimpson *60*); Sitka (Schalfeew *92*).	
		Carapace ornée de lignes ciliées délimitant des aires médiocres; chélipède droit orné de tubercules granuleux. Cette espèce, incomplètement décrite par M. Benedict, n'est probablement pas autre chose que le *D. inermis*....	Sp. 6. *D.* (Œdignathus) *Gilli* Benedict *94*, p. 487.	*Alaska* (Benedict *94*).	
	Avant-dernier article des pattes-mâchoires externes non dilaté; acicule droit ou à peine convexe en dehors; carapace et pattes ornées de longues lignes ciliées transversales. (Segments 3 à 5 à étudier.).....		Sp. 7. *D. Mandti* Brandt *50*, p. 50. = *Hapalogaster Mandti* Schalfeew *92*, p. 332, fig. 2, 5 *c*.	*Mer de Behring* et *Alaska* : Iles Pribyloff (Brandt *50*; Schalfeew *92*); îles Behring et Kadjak (Schalfeew *92*).	
Une pièce médiane impaire sur le 2e segment abdominal. La carapace est couverte de nombreuses spinules. Pas de pièces sur les segments 3 à 5 du mâle. (Femelles à étudier).....			Sp. 8. *D. hispidus** St. *60*, p. 242; Bouv. *94*, p. 172, pl. XI, fi. 3, 16; pl. XII, fi. 2, 16, 31.	*Haute Californie* : Monterey (Stimpson *60*).	Trouvé dans des estomacs de Poissons.

Gen. III. — Placetron Schalfeew.

Schalfeew *92*, p. 333. = *Lepeopus* Benedict *94*, p. 487.

Carapace dépourvue de dents sur les bords; test orné de lignes arquées et ciliées en avant, ces lignes étant plus longues et moins infléchies sur la carapace; méropodite des pattes ambulatoires aplati, droit en arrière et armé en avant de 5 à 8 épines. Une série de 3 pièces contiguës sur le bord gauche des segments 3-5 de l'abdomen chez les femelles; rien de semblable chez les mâles.	L'angle antéro-latéral de la carapace est très obtus et ne dépasse pas beaucoup l'extrémité antérieure des épines extra-orbitaires; les doigts de la pince droite dépassent un peu l'extrémité distale du propodite de la première patte ambulatoire.....	Sp. 8. *P. Wossnesenskii* Schalfeew, *92* p. 333, fig. 6 *a*-6 *c*.	*Alaska* : Ile Kadjak (Schalfeew *92*).
	L'angle antéro-latéral forme une pointe qui dépasse de beaucoup l'extrémité libre des épines extra-orbitaires; les doigts de la pince droite atteignent seulement le milieu du propodite de la première patte ambulatoire.....	Sp. 9. *P.* (Lepeopus) *forcipatus* Benedict *94*, p. 488.	*Colombie anglaise* : Ile Graham (Benedict).

Genres de la tribu des Ostracogastriques.

Une aire membraneuse occupée par des nodules calcifiés au milieu des pièces latérales des segments abdominaux 2 à 5. Acicule orné de lobes foliacés; carapace munie de bosses et creusée d'une profonde dépression médiane.		*Phyllolithodes* Brandt. Gen. IV.
Les cinq pièces du 2e segment abdominal sont contiguës, mais séparées par des sutures distinctes. (D'après Smith *82*, p. 10, il n'y aurait que 3 pièces dans le 2e segment de la *Neolithodes Agassizi*, mais l'auteur n'a probablement pas tenu compte des pièces marginales.).....	Les segments abdominaux 3-5 sont recouverts de nodules calcifiés, dont certains se soudent, chez l'adulte, pour former quelques petites pièces latérales séparées dans les mâles et trois pièces situées à gauche chez les femelles. Rostre simple, aigu, partant du milieu d'une paire d'épines basilaires. Acicule rudimentaire dans les espèces connues, sauf dans quelques individus anormaux.....	*Neolithodes* Edw. et Bouv. Gen. V.
	Les segments abdominaux 3-5 présentent de chaque côté des pièces marginales et 3 pièces latérales, mais leur partie médiane reste occupée par des nodules calcifiés. Rostre souvent muni d'une saillie dorsale. Acicule bien développé.....	*Paralithodes* Brandt. Gen. VI.
Les cinq pièces du 2e segment abdominal se fusionnent totalement ou en partie. Les trois segments abdominaux suivants présentent de chaque côté des pièces marginales et trois pièces latérales, mais leur partie médiane est encore occupée par des nodules calcifiés. Rostre muni d'une saillie dorsale ordinairement très longue. Acicule rudimentaire ou nul, sauf chez quelques exemplaires anormaux..		*Lithodes* Latreille. Gen. VII.

ou épineux, rarement aplati en lame,

- Pièces latérales de l'abdomen absolument entières. Acicule spinuleux simple, quelquefois rudimentaire.
  - Les 5 pièces du 2e segment abdominal se fusionnent totalement. Les 3 segments abdominaux suivants sont munis de pièces marginales fréquem. fusionnées avec les pièces latérales correspondantes, et d'une série longitudinale de 3 pièces médianes souvent séparées par des nodules. Le rostre est rarement muni d'une saillie dorsale. Acicule bien développé.
    - Habitus des Lithodes. — Carapace longitudinalement ovalaire, cordiforme ou triangulaire, très rarement un peu plus large que longue, et ne s'étendant pas en toit au-dessus de la base des pattes ambulatoires. Le carpe des pattes antérieures est très rarement pourvu d'une crête interne saillante, il n'a pas de gouttière respiratoire et ne sert pas spécialement à protéger les appendices buccaux. Pièces médianes de l'abdomen séparées par une rangée de nodules plus ou moins soudés.....
      - Les pièces marginales des segments abdominaux 3 à 5 restent complètement libres. Test armé de longues et très nombreuses épines. Acicule tronqué et muni de deux épines terminales divergentes. Rostre muni en dessous d'un tubercule saillant.. .... — *Acantholithus* Stimpson. Gen. VIII.
      - Animaux peu épineux, le plus souvent ornés de pustules, de granulations ou de tubercules parfois aigus. Acicule plutôt triangul. et orné de quelq. épines, surtout sur son bord externe.
        - Les pièces marginales du 3e segment abdominal se soudent à la pièce latérale correspondante. Rostre dépourvu de saillie dorsale, mais parfois muni en-dessous d'une spinule ou d'un tubercule... — *Paralomis* White. Gen. IX.
        - Les pièces marginales des segments abdominaux 3 à 5 se fusionnent toutes avec les pièces latérales correspondantes. Rostre armé parfois d'une saillie ventrale..... — *Rhinolithodes* Brandt. Gen. X.
    - Habitus des Calappiens. — Carapace pentagonale, hexagonale ou transversalement ovalaire, toujours plus large que longue et plus ou moins étendue en toit au-dessus de la base des pattes; les appendices buccaux sont protégés, soit par le carpe des pinces qui est muni en dehors d'une gouttière respiratoire, et en dedans d'une forte crête, soit par les expansions latérales de la carapace et par le rostre qui devient large, plat et tronqué.....
      - Rostre conique, court, peu infléchi, et très obtus; muni à sa base d'au moins deux tubercules spiniformes souvent concrescents à leur base, parfois vagues et confondus. Carpe des chélipèdes muni en dehors d'une gouttière respiratoire, en dedans d'une forte crête operculiforme. Acicule triangulaire, épineux sur ses deux bords et souvent en dessus. Pièces de l'abdomen comme dans les Acantholithes ..... — *Echidnocerus* White. Gen. XI.
      - Rostre plat, large, tectiforme, inerme, et plus ou moins tronqué; expansions latérales de la carapace démesurément développées et cachant presque complètement les pattes. Acicule lamelleux, inerme. Les pièces marginales se soudent aux pièces latérales correspondantes, et les nodules médians avec la pièce médiane suivante..... — *Cryptolithodes* Brandt. Gen. XII.

Gen. V. — Phyllolithodes Brandt.

Brandt *49*, p. 174; Stimpson *58 a*, p. 69; Bouvier *94*, p. 174. = *Petalocerus* White *56*, p. 134.

Carapace triangulaire terminée par un rostre à deux cornes et ornée de grosses saillies arrondies et tuberculeuses qui délimitent un espace dorsal profondément excavé; régions branchiales ornées sur leurs bords latéraux de 4 lobes très saillants; pattes très épineuses.....	Rostre un peu relevé vers le haut, muni en-dessus de 2 tubercules médians; acicule trilobé; 3e article des pédoncules antennaires simple.	*P. papillosa** Brandt *49*, p. 175; Bouvier *94*, p. 174, pl. XI, fig. 12, pl. XII, fig. 14, pl. XIII, fig. 1. = *Petalocerus bellianus* White *56*, p. 134, pl. XLII.	*D'Alaska à la Haute Californie :* Ile Kadjak (Br. *49*; Stimpson *57*); Vancouver (Sp. Bate *64*, *66*); Haute Californie (White); Monterey (Stimpson *58*).	Dans des estomacs de Percoïdes (Stimpson *58*).
	Rostre horizontal; acicule quadrilobé; 3e article des pédoncules antennaires muni de 2 ou 3 forts processus.....	*P.* (Petalocerus) *bicornis* Sp. Bate *64*, p. 664, et *66*, p. 271.	*Colombie anglaise :* Vancouver. Esquimalt Port (Sp. Bate *64*, *66*).	18 mètres (Bate *64*).

Gen. V. — Neolithodes A. Milne-Edwards et Bouvier.

A. Milne-Edwards et E.-L. Bouvier *94*, p. 120; *94 a*, p. 91. = *Lithodes* (pars) Smith *82*, p. 8, et Benedict *94*, p. 479 et 480.

Test orné de spinules entre les épines qui sont au nombre d'une dizaine environ sur chaque région branchiale; pattes ambulatoires assez aplaties. Rostre et épines du corps peu allongés; de petites épines sur l'ischiopodite des pattes ambulatoires.....		*N.* (Lithodes) *Agassizi* (pars) Smith *82*, p. 8, pl. I, fig. 1.	*Atlantique septentrion. :* Au large du cap Hatteras, par 33-34° lat. N. (Smith *82*); Açores (Henderson *88*).	Par 700-1100 m. (Smith *82*); 1900 m. (Henderson *88*).
Test dépourvu de spinules entre les épines, au moins sur la carapace; pattes ambulatoires subcylindriques. Rostre et épines du corps très allongés, sauf chez les individus de très grande taille.	De petites épines sur l'ischiopodite des pattes ambulatoires, parfois quelques spinules entre les épines sur ces pattes. Cinq longues épines sur chaque région branchiale.....	*N.* (Lithodes) *Grimaldii* A. M.-Edw. et E.-L. Bouvier *94*, p. 120 et *94 a*, p. 62 et 91, pl. III, fig. 2-6; Bouvier *94*, p. 177, pl. I, fig. 4. =*Lithodes Agassizi* (pars) Smith *82*, p. 8, pl. I, fig. 2, 2*a*; *83*, p. 25; *84*, p. 35 (?); *86*, p. 638, pl. III, fig. 1 et 2; Verrill *87*, p. 521, 553 (pars), pl. XXXIII, fig. 151 *a*, 151 *b*. = *Lithodes Goodei* Benedict *94*, p. 479.	*Atlantique occidental :* Au large de la baie Delaware par 39°-41° lat. N. (Smith *82*, *83*); 35°-41° (Smith *84*), et 35°-39° (Smith *86*); au large de l'île Nantucket par 41°-42° (Benedict *94*); Terre-Neuve (M.-Edw. et Bouv. *94 a*).	Terre-Neuve 1267 m. (Edwards et Bouv. *94 a*); plus au sud, de 800 m. (Smith *83*) à 2300 m. (Smith *84*, Bened. *94*).
	Une très grande épine sur l'ischiopodite des pattes ambulatoires...	*N.* (Lithodes) *diomedeæ* Benedict *94*, p. 480.	Au large des côtes du Chili; de 42° lat. S. à 45° (Benedict *94*).	

Gen. VI. — Paralithodes Brandt.

Brandt (subg.) *49*, p. 173; Bouvier (gen.) *94*, p. 178. = *Lithodes* (pars) Latreille *6*, p. 39.

Rostre très obtus et muni en avant et en-dessus d'une spinule; acicule épineux, pattes médiocres, espèce couverte de gros tubercules à pointe aiguë et souvent cornée. Saillie rostrale dorsale rudimentaire ou nulle; pattes médiocrement longues et assez fortes.....		*P.* (Lith.) *brevipes** M.-Edwards et Luc. *41*, p. 463, pl. XXIV-XXVIII; Bouv. *94*, p. 179, pl. XII, fig. 8-19. = *L. camtschaticus* Rich. *84*, p. 404, f. 9 et 10. (D'après Benedict *94*, p. 484.)	*Pacifique boréal :* Mer d'Okhotzsk et Kamtschatka (Brandt *49*); Unalaschka (Stimpson *57*); île St-Paul, groupe des Pribyloff (Benedict *94*, Richter, *84*).	Littoral (Brandt *49*) et des jeunes de 20 à 40 m. (Bened. *94*).
Rostre aigu et muni d'une saillie dorsale bifide. Pattes ordinairement bien allongées et plutôt grêles.	Saillie dorsale du rostre très réduite ou longue et horizontale; acicule dépourvu d'épines. Des tubercules aigus plutôt que des épines.....	Saillie rostrale à peine saillante, à épines terminales relevées vers le haut, et ne cachant pas le rostre.....	*P.* (Lithodes) *camtschatica** Tilesius *75*, p. 339, pl. V et VI (*Maja camtschatica*); de Haan *50*, p. 217, pl. XLVII; Bouv. *84*, p. 181, pl. XI, fi. 5, p. XII, fi. 3.	Mer d'Okhotsk (Brandt *49*). — Japon (de Haan *50*); Kamtschatka (Stimpson *57*); mer de Behring : baie de Bristol (Benedict *94*).	13 mètres (Bened. *94*).
		Saillie rostrale dépassant de beaucoup la corne rostrale..	*P.?* (Lith.) *turritus* Ortm. *32*, p. 320, pl. XII, fig. 26.	*Japon :* Enoshima? (Ortmann *92*).	
	Saillie dorsale du rostre bien développée et relevée vers le haut; acic. armé d'une épine en dessus et en dehors, près de sa base. Espèces munies de longues épines.....	Les deux épines terminales de la saillie rostrale sont peu divergentes; les épines du corps très allongées. (Cette espèce n'est conn. que par un mâle.).	*P.?* (Lithodes) *Rathbuni* Benedict *94*, p. 482.	*Haute Californie :* Au large de la baie de San Simeon (Benedict *94*).	400 mètres.
		Les 2 épines terminales de la saillie dorsale divergent; les épines du corps médiocrem. allongées. (Cette espèce, représentée par 2 femelles, pourrait bien n'être qu'une variation sexuelle du mâle précédent.)	*P.?* (Lithodes) *californiensis* Benedict *94*, p. 483.	*Haute Californie méridionale :* Au large de l'île Sant a-Cruz (Bened. *94*).	Environ 300 mètres.

Gen. VII. — Lithodes Latreille.

Latreille *6*, p. 39; Milne-Edwards *37*, p. 184; Stimpson *58a*, p. 69 (pars); Brandt (subg.) *49*, p. 172; Bouvier (gen.) *94*, p. 172.

Les pièces latérales du 2e segment abdominal se soudent	Saillie dorsale du rostre à peine indiquée, bifide; anormalement un acicule simple.....	*L. antarctica** Jacq. et Luc. *53*, p. 94, pl. VII, fig. 1, pl. VIII, fig. 9-14, et Dana *52*, p. 427, pl. XXVI, fig. 15; A. M.-Ed. *91*, p. 24; Bouv. *94*, p. 181, pl. XI, fig. 6, 9, 17, 20; pl. XII, fig. 4, 17, 28; pl. XIII, fig. 2, 4, 6.	*Amérique du S. antart. :* Détr. de Magellan (Jacq. et Luc. *53*); baie Orange (M.-Edw. *91*); Terre-de-Feu (Dana *52*); Patagonie, Puerto-B., Trinidad-Channell (Miers *81*), île Chiloë (Nicol. *49*, Cunn. *71*).	Sublittoral (Cunningham *71*); 7 mètres (Miers *81*).

seules à la pièce médiane; saillie dorsale du rostre bifide ou trifide.....	Saillie dorsale du rostre longue, bifide, infléchie vers le haut, puis horizontale et munie de deux épines près de sa base.....		*L. ferox** A. Milne-Edwards, Filhol *85*, p. 121, pl. I, et fig. 37; Perrier *86*, p. 296, fig. 215; Bouv. *94*, p. 182, pl. XII, fig. 6.	Au large des côtes sahariennes, par 22° environ de latitude N. (*Talisman*).	900-1100 m. (*Talisman*).
	Saillie dorsale du rostre longue et se terminant par trois épines, deux latérales et une médiane.....		*L. panamensis* Faxon *93*, p. 166.	*Régions tropicales du Pacifique oriental.*	1000 mètres.
Toutes les pièces du 2e segment abdominal se fusionnent en une seule [sauf peut-être dans les *L. æquispina*, *Couesi* et *Murrayi* (1)]. Saillie dorsale du rostre bifide (sauf peut-être dans la *L. tropicalis*) et allongée.	Saillie dorsale du rostre horizontale ou un peu infléchie vers le bas. (Espèces probablem. très voisines.)	Rostre muni de huit épines : une paire distale, une paire médiane, une paire basilaire entre laquelle se trouve une épine dorsale imp. et le rostre qui est ventral.	Des épines sur l'abdomen.....	*L. maia** Linné; Leach *15*, pl. XXIV; Bell *53*, p. 165 et fig.; Sars *86*, p. 3, et *88*, p. 135, pl. I. = *Cancer maia* Linné; Herbst *82*, p. 219, pl. XV, fig. 87. = *L. artica* Lamarck *18*, p. 240; Milne-Edwards *37*, p. 186, et *49*, pl. XXXVII; Boas *80*, p. 192, pl. VI, fig. 200; Bouvier *94*, p. 181, pl. XI, fig. 7., pl. XII, fig. 5.	*Atlantique septentrional:* Depuis le Groenland, l'Amérique bor. (Brandt *49*), le Finmark et la mer de Barentz (Sars *86*) jusqu'en Danemark (Brandt *49*), en Belgique (van Bened. *61*), les mers d'Islande et le canal de Man (Bell *53*) et la côte de Jersey aux États-Unis (Smith *83*).	Sublittoral (van Beneden *61*), et fréq. pêché par les chalutiers dans le golfe de Clyde, d'ap. Henderson. Descend jusqu'à 500 m. (Smith *83*).
			Des tubercules sur l'abdomen. (Cette esp. n'est peut-être qu'une variété de la *L. maia*.).....	*L. Couesi* Benedict *94*, p. 481.	*Presqu'île d'Alaska :* Banc Shumagin et au nord de l'île Unalaska (Benedict *94*).	De 600 à 1100 mètres (Benedict).
		Rostre muni de 9 épines : 3 de chaque côté y compris la distale, 2 en dessus et le rostre qui est ventral. Saillie rostrale un peu infléchie vers le bas.....		*L. æquispina* Benedict *94*, p. 481.	*Mer de Behring* (Benedict *94*).	De 150 à 750 m. (Benedict *94*).
	Saillie dors. du rostre infléchie vers le haut.	Saillie dorsale droite et munie d'une paire d'épines près de sa base.....		*L. tropicalis** A. Milne-Edw. *83*, p. 13; Bouvier *94*, p. 182, pl. XII, fig. 7.	*Au large des côtes sahariennes*, probabl. vers la latit. du banc d'Arghin.	860 mètres (*Talisman*).
		Saillie dorsale infléchie au milieu et munie en ce point d'une paire d'épines....		*L. Murrayi* (1) Henderson *88*, p. 43, pl. IV.	*Océan austral* : Ile du Prince-Edwards, par 47° lat. S., long. de Mozambique (Henderson *88*).	570 mètres (Henderson *88*).

(1) La *L. Murrayi* se rapproche beaucoup de la *L. ferox* et peut-être a, comme elle, les pièces latérales du 2e segment abdominal parfaitement distinctes. Dans tous les cas elle s'en distingue par l'inflexion de sa saillie dorsale qui est médiane et non voisine de la base, par sa carapace plus large, par le faible développement de ses deux épines cardiaques antérieures et par la présence de 3 ou 4 grandes épines, au lieu de 5, sur chaque région branchiale.

Fusion des pièces du 2e segment abdominal inconnue; saillie dorsale du rostre simple, longue et infléchie vers le haut; test épineux et spinuleux.	*L. spinosissima* Brandt *49*, p. 172.	*Alaska :* Ile Kadjak (Brandt *49*).	

Gen. VIII. — Acantholithus Stimpson.

Stimpson *58 a*, p. 69; Bouvier *94*, p. 182. = *Paralomis* Ortmann *92*, p. 321 (non White).

Rostre simple, aigu, assez allongé et muni d'un tubercule sur sa face inférieure. Acicule tronqué et muni de plusieurs longues épines, dont deux terminales subégales. Test orné de longues et nombreuses épines.	*A.* (Lithodes) *hystrix** de Haan *50*, p. 218, pl. XLVIII, fig. 1.; Bouvier *94*, p. 182, pl. XI, fig. 8, 14, pl. XII, fig. 9, 20. = *Paralomis hystrix* Ortmann *92*, p. 321, pl. XII, fig. 27.	*Japon* (de Haan, *50*; Ortmann *92*; coll du Muséum).	Jusqu'à 350 mètres (Ortmann).

Gen. IX. — Paralomis White (non Ortmann).

White *56*, p. 134; Stimpson *58 a*, p. 69; Henderson *88*, p. 44; Bouvier *94*, p. 185 = *Leptolithodes* Benedict *94*, p. 484 = *Pristopus* Benedict *94*, p. 486.

Rostre muni en dessous d'un tubercule ou d'une spinule.	La saillie rostrale inférieure est représentée par une spinule ou par une courte épine; la carapace n'est pas plus large que longue; elle présente des épines sur ses bords et un tubercule spiniforme impair sur la région gastrique. Pattes ambulatoires longues et grêles...	Une spinule sous le rostre. Carapace triangulaire ornée dorsalement de papilles obtuses entourées de courts cils. Acicule muni de quatre épines sur son bord externe.....	*P. longipes* Faxon *93*, p. 165.	*Région tropicale du Pacifique oriental* (Faxon *93*).	1400 mètres (Faxon *93*).
		Une courte épine sous le rostre. Carapace couverte d'épines obtuses entourées de soies.....	*P.* (Leptolithodes) *multispina* Benedict *94*, p. 484.	*Colombie britanniq. :* Au large de l'île de la Reine-Charlotte (Benedict *94*).	1500 mètres (Bened. *94*).
	Saillie rostrale inférieure indiquée par un renflement; la carapace est plus large que longue, elle est dépourvue d'épines aussi bien sur la face dorsale que sur les bords latéraux, mais présente de petites papilles sétifères.....		*P.* (Leptolithodes) *papillata* Benedict *94*, p. 485.	*Au large de la Basse Californie* (Benedict *94*).	
	Acicule muni de deux paires d'épines contiguës, les deux épines de la paire interne antérieure étant terminales et subégales; test orné d'épines ou de tubercules aigus; pattes antérieures subégales et n'atteignant pas la base du doigt des pattes ambulatoires antérieures... ...		*P. aculeata* Henderson *88*, p. 45, pl. V, fig. 1-1 *c*.	*Océan austral :* Ile du Prince-Edwards (Henderson *88*).	573 mètres (Henderson *88*).

Rostre sans aucun rudiment de saillie inférieure.	Acicule longuement triangul., aigu, muni en dehors de 3 ou 4 épines; carapace couverte de verrucosités ou de tubercules très bas et très obtus; pattes ant. inégales; pattes ambulatoires très comprimées.....	Le chélipède droit ne dépasse pas beaucoup le milieu du propodite de la première patte ambulatoire; il est muni de 3 longues épines au bord interne du carpe; carapace verruqueuse; une petite épine gastrique impaire.....	*P.* (Pristopus) *Verrilli* Benedict *94*, p. 486.	*Mer de Behring :* Au large des îles Pribyloff (Benedict *94*).	1200 mètres (Bened. *94*).
		Le chélipède droit dépasse largement la base du doigt de la première patte ambulatoire; il est muni d'une crête saillante et armé de 5 ou 6 épines sur le bord interne du carpe. Carapace verruqueuse, sauf chez les grands adultes où elle devient tuberculeuse. Le méropodite des pattes ambulatoires est comprimé d'avant en arrière; les articles suivants de haut en bas. Pas d'épine gastrique impaire.....	*P.* (Lithodes) *verrucosa** Dana *52*, p. 428, pl. XVI, fig. 16; Bouvier, *94*, p. 187, pl. XII, fig. 3. = *P. granulosa* Jacq. et Lucas *53*, p. 94, pl. VIII, fig. 15-21; A. Milne-Edwards *91*, p. 20; Bouvier *94*, p. 186, pl. XI, fig. 9; pl. XII, fig. 11, 22.	*Amérique du Sud antarctique :* Terre-de-Feu (Dana *52*; Jacq. et Lucas *53*); baie Orange et baie Cook (M.-Edwards *91*); îles Falkland (Henderson *88*, Cunningham *71*); Porto-Bueno et Trinidad-Channel (Miers *81*).	Littoral ou sublittoral (Henderson *88*; Miers *81*, etc.).
	Acicule longuement triangulaire et muni en dehors d'une forte épine; carapace couverte de granulations et de papilles ou de tubercules entre lesquels se trouvent parfois des épines.	Carapace granuleuse munie en dessus de quelques épines, dont une grosse qui est située sur le milieu de la région gastrique; carapace longuement ovoïde; pinces subégales, pattes ambulatoires assez longues et un peu comprimées.	*P. formosa* Henderson *88*, p. 46, pl. V, fig. 2.	*Atlantique méridional :* Au large du Rio de la Plata (Henderson *88*).	1100 mètres (Henderson).
		Carapace couverte dorsalement de papilles ou de tubercules frangés de soies; pas d'épines dorsales, carapace pentagonale. Pattes antérieures inégales, les suivantes longues et fortes.....	*P. aspera* Faxon *93*, p. 164.	*Région tropicale du Pacifique oriental* (Faxon *93*).	1200 mètres (Faxon *93*).

Gen. X. — Rhinolithodes Brandt.

Brandt *49*, p. 174; Stimpson *58 a*, p. 69; Bouvier *94*, p. 187.

Rostre dépourvu de saillie ventrale et muni à sa base d'une paire d'épines séparées en arrière desquelles se trouve un tubercule aigu médian; l'acicule présente quelques spinules et se termine par deux épines subégales; des tubercules aigus sur la carapace et les pattes.....	*R. biscayensis** A. Milne-Edw. et E.-L. Bouv. *94*, p. 187, pl. XI, fig. 10, 18; pl. XII, fig. 12, 23, 30, 32; pl XIII, fig. 15.	*Golfe de Gascogne :* Lat. N. 45° 50′, long. 6° 29′ (*Talisman*).	1400 mètres (*Talisman*).

Rostre simple cachant une saillie spiniforme ventrale. Une crête au moins sur le carpe des pattes antérieures.....	Rostre dirigé vers le haut; acicule triangulaire muni de rangées de spinules disposées suivant le mode subpenné; une crête sur le bord supéro-interne du carpe des chélipèdes.....	*R. Wossnesenski* Brandt *49*, p. 174.	*Alaska:* Sitka et île Kadjak (Brandt *49*).	
	Rostre droit, cachant une plaque verticale dentée en avant; acicule spiniforme avec deux spinules en dedans et deux en dehors; une crête sur le méropodite et sur chacun des bords du carpe des chélipèdes; d'autres crêtes sur le bord antérieur du méropodite, du carpe et du propodite des pattes suivantes; carapace ornée de tubercules bas.....	*R. cristatipes* Faxon *93*, p. 163.	*Région tropicale du Pacifique oriental* (Faxon *93*).	600 mètres (Faxon *93*).

Gen. XI. — Echidnocerus White.

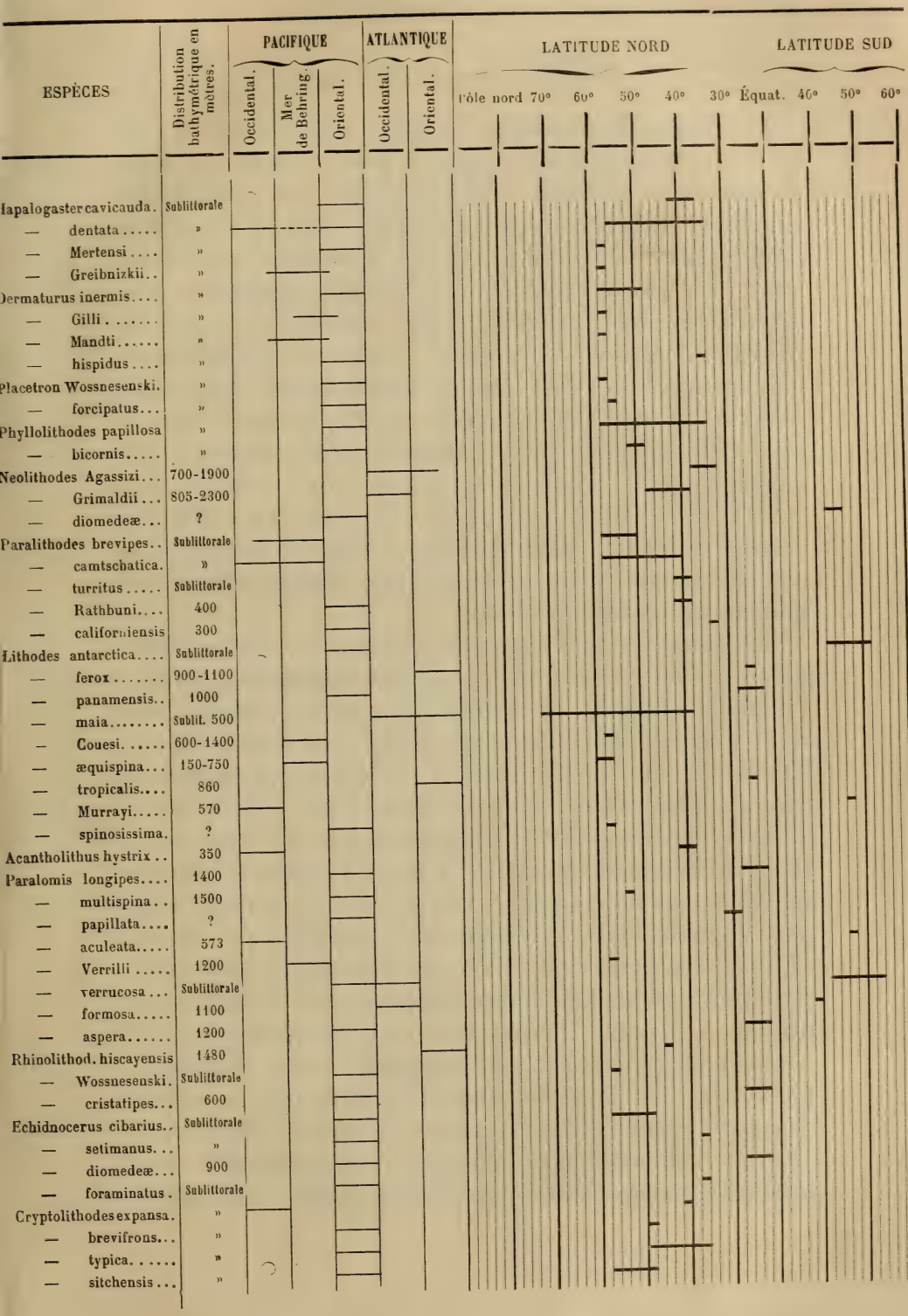
White *48*, p. 47; Stimpson *58a*, p. 69; Bouvier *94*, p. 184. = *Lopholithodes* Brandt *49*, p. 174; = *Ctenorhinus* Gibbons *55*, p. 48.

Acicule couvert de spinules sur ses bords et en dessus; carapace tuberculeuse ou épineuse. Pas de canal très apparent entre le carpe des chélipèdes et celui des pattes suivantes. Dimensions énormes.....	Diamètre maximum au niveau de la première paire de dents antéro-latérales de la carapace. Pointe rostrale obtuse ayant à sa base une courte saillie terminée par trois tubercules dont un médian et impair.....	*E. cibarius** White *48*, p. 47, pl. II et III; Bouvier, *94*, p. 184, pl. XI, fig. 13; pl. XII, fig. 13, 24. = *Lopholithodes Mandti* Brandt *49*, p. 174.	*Région septentrionale du Pacifique oriental:* Embouchure du fleuve Columbia (White *48*); Sitka (Brandt *49*); Stimpson *58*); Vanc. (sp. Bate, *66*).	
	Diamètre maximum au niveau des grands tubercules postéro-latéraux de la carapace. (D'après Stimpson *60*, p. 37.).....	*E.* (Ctenorhinus) *setimanus* Gibbons *55*, p. 48; Stimpson *60*, p. 37.	*Haute Californie:* Baie de San-Francisco (Gibbons *55*; Stimpson *60*).	Apporté par des pêcheurs (Stimp. *60*).
L'acicule n'a de spinules que sur les bords; les tubercules se réduisent sur la carapace qui s'élargit encore. Un canal évident entre le carpe des chélipèdes et celui des pattes antérieures.....	Pointe rostrale munie d'une paire d'épines à sa base et parfois d'une petite dent en dessous. Bords latéraux de la carapace irrégulièrement dentés. Canal respiratoire assez net.....	*E. diomedeæ* Faxon *93*, p. 164.	*Région tropicale du Pacifique oriental* (Faxon, *93*).	900 mètres (Faxon *93*).
	Pointe rostrale munie à sa base, du côté dorsal, de six courtes épines ou tubercules. Bords latéraux de la carapace sinueux. Canal respiratoire parfait. Spinules de l'acicule ordinairement très obtuses.....	*E. foraminatus** Stimpson *58*, p. 79.	*Haute Californie:* San-Francisco (Stimpson *58*).	

Gen. XII. — Cryptolithodes Brandt.

Brandt *49*, p. 175; Stimpson *58a*, p. 69; Bouvier *94*, p. 188.

Rostre tronqué et à peine infléchi. Bords latéraux de la carapace régulièrement arqués et obscurément dentés; les expansions latérales de la carapace sont dépourvues de tubercules, mais il y en a sur les pinces. (D'ailleurs semblable à la *C. typica* avec laquelle on pourra peut-être l'identifier plus tard.).....			*C. expansa* Miers *79*, p. 47.	*Nord du Japon* (Miers, *79*).	
Rostre très infléchi; les bords latéraux antérieurs de la carapace font un angle avec les postérieurs.	Le rostre est obtusément triangulaire et ne fait pas saillie au delà du bord antérieur de la carapace. D'après Miers, très voisine de la *C. typica*.....		*C. brevifrons* Miers *79*, p. 48, note.	*Ile Vancouver* (Miers, *79*).	
	Le rostre est quadrangulaire, tronqué en avant et dépasse un peu le bord antérieur de la carapace.....	Rostre dépourvu de dents ou même un peu convexe en avant; échancrures orbitaires très peu profondes, crêtes du renflement gastrique et du renflement cardiaque assez aiguës et tuberculeuses, de même que la crête gastrique latérale et le renflement branchial; quelques tubercules sur les expansions latérales et sur les pattes; bords latéraux dentés sur toute leur étendue.....	*C. typica* Brandt *49*, p. 175, et *53*, p. 254; Stimpson *57*, p. 32, pl. XX.	*Haute Californie :* Partie boréale (Brandt *49*); baie de Monterey (Stimpson 57); Vancouver et Haute Californie (Bate *64*).	Littoral (Brandt *53*); niveau inférieur des marées (Stimps. *57*).
		Rostre vaguement tridenté ou convexe en avant; échancrures orbitaires très profondes; crêtes de la carapace obtuses; pas de tubercules sur la carapace ni sur les pattes; bords latéraux seulement dentés en avant.....	*C. sitchensis** Brandt *53*, p. 254; Bouvier *94*, p. 189, pl. XI, fig. 11, pl. XII, fig. 26. = *C. altafissura* sp. Bate *64*, p. 665, et *66*, p. 271 (femelle).	*Colombie britannique :* Sitka (Brand *53*); île Vancouver (Sp. Bate, *64*, *66*); Colombie anglaise (Coll. du Muséum).	


ESPÈCES
Distribution bathymétrique en mètres.
PACIFIQUE
Occidental.
Mer de Behring.
Oriental.
ATLANTIQUE
Occidental.
Oriental.
LATITUDE NORD
LATITUDE SUD
Pôle nord 70° 60° 50° 40° 30° Équat. 40° 50° 60°
Iapalogaster cavicauda. Sublittorale
— dentata..... »
— Mertensi.... »
— Greibnizkii.. »
Dermaturus inermis.... »
— Gilli..... »
— Mandti..... »
— hispidus.... »
Placetron Wossnesenski. »
— forcipatus... »
Phyllolithodes papillosa »
— bicornis..... »
Neolithodes Agassizi... 700-1900
— Grimaldii... 805-2300
— diomedeæ... ?
Paralithodes brevipes.. Sublittorale
— camtschatica. »
— turritus..... Sublittorale
— Rathbuni.... 400
— californiensis 300
Lithodes antarctica.... Sublittorale
— ferox..... 900-1100
— panamensis.. 1000
— maia..... Sublit. 500
— Couesi..... 600-1400
— æquispina... 150-750
— tropicalis.... 860
— Murrayi..... 570
— spinosissima. ?
Acantholithus hystrix.. 350
Paralomis longipes.... 1400
— multispina.. 1500
— papillata.... ?
— aculeata..... 573
— Verrilli..... 1200
— verrucosa... Sublittorale
— formosa..... 1100
— aspera..... 1200
Rhinolithod. hiscayensis 1480
— Wossnesenski. Sublittorale
— cristatipes... 600
Echidnocerus cibarius.. Sublittorale
— setimanus... »
— diomedeæ... 900
— foraminatus. Sublittorale
Cryptolithodes expansa. »
— brevifrons... »
— typica..... »
— sitchensis... »

DISTRIBUTION DES LITHODINÉS.

Distribution géographique. — Il est peu d'animaux dont la distribution géographique soit aussi curieuse et digne de recherches que celle des Lithodinés ; elle avait frappé Brandt en 1849, à une époque où l'on croyait ces animaux localisés dans l'hémisphère boréal, et cet habile naturaliste avait parfaitement démontré leur extrême abondance dans les régions du Pacifique les plus voisines de la mer de Behring. Depuis lors le groupe s'est enrichi de nombreuses formes nouvelles, dont plusieurs proviennent des profondeurs de la mer ou des océans de l'hémisphère austral, mais la distribution géographique des Lithodinés n'a fait l'objet d'aucun travail nouveau. C'est pour combler cette lacune que j'ai rédigé le présent chapitre de ce travail et dressé le tableau ci-joint dans lequel sont condensées toutes nos connaissances sur la distribution des Lithodinés, en profondeur, comme en surface.

En premier lieu, il résulte de l'examen du tableau précédent que les Lithodinés sont localisés presque tous dans l'hémisphère boréal, et qu'ils occupent en très grande majorité les régions de cet hémisphère qui sont baignées par le Pacifique ; sur les 49 espèces du groupe actuellement connues, 43, en effet, se trouvent dans l'hémisphère boréal et 37 dans les parties du Pacifique situées dans cet hémisphère. Il est intéressant de constater d'autre part que 20 espèces sur 49, soit près de la moitié des espèces du groupe, occupent les parties les plus froides du Pacifique, et que 29 sont répandues dans les eaux froides ou tempérées de cet océan, c'est-à-dire depuis le 70e jusqu'au 30e degré de latitude nord. Au sud du 30e degré, au contraire, les Lithodinés deviennent d'une rareté extrême dans le Pacifique ; on en trouve 6 au plus depuis le 30e degré jusqu'à l'équateur, et 4 seulement dans toute l'étendue des mers indo-pacifiques australes. On observe d'ailleurs que les espèces indo-pacifiques sont localisées presque toutes au voisinage des côtes améri-

caines ; à l'est, c'est à peine si l'on en compte 5 au nord de l'équateur et 2 au sud, encore faut-il ajouter que les 5 espèces du premier groupe (*Hapalogaster dentata*, *Paralithodes brevipes*, *P. camtschatica*, *Acantholithus hystrix* et *Cryptolithodes expansa*), distribuées depuis le Kamtschatka jusqu'au Japon, se rencontrent pour la plupart dans la mer de Behring, et que les 2 espèces méridionales (*Lithodes Murrayi*, *Paralomis aculeata*), localisées à l'extrême sud de l'océan Indien, sont en réalité des formes antarctiques et paraissent appartenir à la même aire de distribution que les 4 espèces de l'Amérique australe (*Neolithodes diomedeæ*, *Lithodes antarctica*, *Paralomis verrucosa*, *Paralomis formosa*). On peut en dire autant des 8 espèces jusqu'ici connues dans les eaux de l'Atlantique ; les deux qui sont situées au sud de l'équateur (*Paralomis verrucosa*, *P. formosa*) occupent les parties les plus méridionales de l'Atlantique et font partie du groupe des espèces de l'Amérique australe ; quant aux 6 espèces situées au nord de l'équateur, elles se rattachent à celles de la mer de Behring par la *Lithodes maia* qui remonte, d'après Brandt (*49*, 172), jusque dans les mers boréales de l'Amérique, quant à leurs formes tropicales (*Lithodes ferox*, *L. tropicalis*), elles dépassent à peine la zone tempérée et ne paraissent pas s'étendre au delà du 22ᵉ degré de latitude septentrionale. Il est bon d'ajouter que la plupart de ces espèces sont localisées au voisinage de l'ancien continent (*L. ferox*, *L. tropicalis*, *Rhinolithodes biscayensis*), que deux autres (*L. maia* et *Neolithodes agassizi*) paraissent habiter les eaux orientales et occidentales de l'Atlantique et qu'une seule espèce, la *Neolithodes Grimaldii*, paraît propre aux régions américaines, dont elle occupe les parties tempérées les plus septentrionales.

Si nous passons maintenant des espèces aux genres, nous arrivons à mettre en évidence d'autres faits non moins intéressants. En premier lieu, on observe que tous les genres sans exception se trouvent dans l'hémisphère boréal, tandis que trois au plus (*Neolithodes*, *Lithodes* et *Paralomis*),

ont été signalés dans l'hémisphère austral. Cinq genres seulement sont représentés dans l'Atlantique, deux dans sa région australe (*Paralomis* et *Lithodes*) et trois dans sa partie boréale (*Neolithodes, Lithodes*, *Rhinolithodes*) ; par contre tous les genres de la sous-famille ont été signalés dans l'océan Pacifique et tous, à l'exception d'un seul (*Neolithodes*), dans les régions de cet océan qui appartiennent à l'hémisphère boréal, voire même dans les parties les plus septentrionales de cet océan, c'est-à-dire entre le 60e et le 40e degré de latitude nord. Bien plus, tous les Hapalogastriques, sans en excepter un seul, sont localisés dans cette région, et ce fait a bien son intérêt si l'on songe que les Lithodinés de ce groupe sont les plus primitifs de tous et rattachent la sous-famille à celle des Pagurinés.

Distribution bathymétrique : explication de la distribution géographique des Lithodinés. — Après avoir établi les faits qui précèdent, il nous reste maintenant à chercher une explication rationnelle qui permette de les relier entre eux et qui rende compte, par conséquent, de la distribution géographique actuelle des Lithodinés :

1° *Les Lithodinés ont eu pour berceau la partie septentrionale du Pacifique.* — La sous-famille des Lithodinés ayant actuellement des représentants dans presque toutes les mers du globe et sous presque toutes les latitudes (à l'exception des latitudes absolument polaires), on est en droit de se demander si les différentes formes qui la constituent ont pris leur origine et ont évolué dans les espaces qu'elles occupent actuellement, ou si elles ont eu pour berceau une région déterminée dont elles se seraient éloignées peu à peu en continuant leur évolution. Il ne sera pas difficile d'établir que la première de ces hypothèses est inadmissible, et que la seconde permet seule d'expliquer tous les faits relatifs à la distribution géographique des Lithodinés.

En premier lieu, si les Lithodinés avaient évolué sur place, à partir d'une forme pagurienne commune répartie

dans toutes les mers du globe, on comprendrait bien difficilement que la sous-famille eût pu atteindre le remarquable degré d'homogénéité qu'elle présente aujourd'hui. Quels que soient, en effet, la latitude ou la longitude qu'elles occupent actuellement, les différentes formes génériques de la sous-famille ne présentent aucune différence essentielle, et les représentants qui les constituent se distinguent simplement les unes des autres par des caractères spécifiques. La *Rhinolithodes biscayensis* du golfe de Gascogne est très voisine des Rhinolithodes du Pacifique tropical; la *Lithodes antarctica* est extrêmement voisine des Lithodes du Pacifique septentrional et de la *L. maia* de l'Atlantique, enfin la *Paralomis formosa*, qu'on trouve au large de la Plata, est, en somme, fort peu différente des *Paralomis* du Pacifique et de la *Paralomis aculeata* que le *Challenger* a pêchée dans l'extrême sud de l'océan Indien.

Une autre considération non moins importante, c'est l'extrême abondance des représentants de la sous-famille dans les régions froides ou tempérées du Pacifique septentrional, et leur rareté de plus en plus grande à mesure qu'on s'éloigne de cette région. Nous avons vu précédemment que tous les genres y sont représentés, sauf peut-être le genre *Neolithodes*, et que leurs formes spécifiques y sont plus nombreuses que dans tout le reste des océans. Cette distribution particulière des genres et des espèces de la sous-famille ne peut guère s'expliquer par le développement sur place, et s'explique parfaitement, au contraire, si l'on admet que le Pacifique septentrional a servi de point de départ à la sous-famille.

Cette dernière opinion se justifie et apparaît comme l'expression rigoureuse de la réalité quand on remarque que les Hapalogastriques, c'est-à-dire les représentants les plus primitifs de la sous-famille, se trouvent tous, *sans exception*, dans les eaux froides ou tempérées du Pacifique septentrional, et qu'en dehors de cette région, on n'en a signalé nulle part dans les océans.

C'est donc dans le Pacifique, et dans le Pacifique septentrional déjà largement ouvert pendant la période secondaire, qu'ont pris naissance les représentants primitifs de la sous-famille des Lithodinés. C'est là, aussi, comme le montre leur histoire, qu'ils ont parcouru le cycle entier de leur évolution, depuis les *Hapalogaster* et les *Dermaturus*, jusqu'aux *Echidnocerus* et aux *Cryptolithodes,* donnant naissance à tous les genres qui constituent la sous-famille, genres qui se trouvent encore tous, nous l'avons vu plus haut, abondamment représentés dans cette région du globe. Issus des Eupaguriens, c'est-à-dire des Pagurinés plus spécialement propres aux mers froides, les Lithodinés ont eu pour berceau les parties de l'Océan où ces Crustacés constituent encore la très grande majorité de la faune pagurienne ; c'est là qu'a été le centre principal de leur évolution et c'est de ce point qu'ils sont partis pour se disséminer, en évoluant peu à peu, dans, toutes les autres régions maritimes où on les trouve aujourd'hui.

2° *Les Lithodinés n'ont guère pu se différencier des Eupaguriens avant le commencement de l'époque tertiaire.* — L'origine des Anomoures est encore enveloppée de l'obscurité la plus grande, mais on sait pourtant que ces Crustacés ne peuvent pas remonter au delà du jurassique, c'est-à-dire au delà de l'époque où firent leur apparition et se multiplièrent abondamment leurs ancêtres plus ou moins directs, les *Homaridés* (1). Toutefois, si l'on observe que les Thalassinidés et les Prosoponidés, qui dérivent des Homariens comme les Anomoures, sont déjà représentés, les premiers dans les couches turoniennes (*Callianassa Archiaci* A. M.-Edwards) et cénomaniennes (*C. cenomaniensis* A. M.-Edwards) (2), les seconds dans l'oolithe inférieure (3), on est

(1) A. Oppel, *Palæontologische Mittheilungen*, 1862.

(2) A. Milne-Edwards, *Monographie des Décapodes macroures fossiles de la famille des Thalassiniens. — Ann. des Sc. nat., zool.*, sér. 4, t. XIV, p. 332, 339, 1860.

(3) H. von Meyer, *Die Prosoponiden oder Familie der Maskenkrebse. — Palæontographica*, B. VII, 1860, p. 183.

en droit de penser que les Anomoures les plus primitifs ne remontent certainement pas au delà de cette dernière époque.

Or les Lithodinés se rangent parmi les Anomoures dont l'évolution est la plus avancée, et ils sont apparus certainement beaucoup plus tard que les Anomoures primitifs. Si l'on considère qu'avant d'acquérir leur forme la plus simple et la plus pagurienne, celle que présentent aujourd'hui les *Dermaturus* et les *Hapalogaster*, ils ont dû passer d'abord par le stade de pagurien encore symétrique, puis par un autre plus ou moins analogue à celui des *Parapagurus*, enfin par celui d'Eupagurien plus ou moins différencié (Bouvier, *94*, p. 208), on acquerra la conviction qu'ils ne peuvent guère remonter au delà de l'éocène, et qu'il est peu probable qu'on en trouve quelques représentants fossiles dans les couches du crétacé supérieur.

C'est donc pendant la période tertiaire que les Lithodinés, localisés jusqu'alors dans les eaux du Pacifique septentrional, ont pu commencer à se disséminer dans les autres océans, et c'est évidemment dans le Pacifique, depuis longtemps ouvert, qu'ils ont commencé à se répandre ; nous examinerons plus loin s'ils ont émigré aussi dans l'océan Indien et par quelle voie et à quelle époque ils ont pu gagner l'océan Atlantique.

3° *Émigration dans l'océan Pacifique.* — Aucun obstacle matériel ne s'opposait, pendant toute la durée de la période tertiaire, à l'émigration des Lithodinés vers le Pacifique austral, mais les habitudes de ces Crustacés ne se prêtaient pas à un déplacement immédiat suivant cette direction. Les Lithodinés, en effet, sont tous des animaux adaptés aux eaux froides ou tempérées : toutes leurs espèces littorales se rencontrent sous des latitudes comprises entre le 60° et le 36° degré de latitude, aussi bien dans l'hémisphère austral que dans l'hémisphère boréal, et toutes celles qui se rapprochent davantage de l'équateur vont chercher des régions froides ou tempérées dans les profondeurs de l'Océan.

Or les Lithodinés primitifs (Hapalogastriques) sont *tous* des animaux de rivage ou sublittoraux ; ils sont localisés dans les parties les plus septentrionales du Pacifique et se montrent, aujourd'hui encore, complètement rebelles à une émigration vers le sud ; leurs espèces les plus méridionales, l'*Hapalogaster dentata* et le *Placetron forcipatus*, ne dépassent pas, en effet, le 34e degré de latitude septentrionale. Si la dissémination vers le sud est actuellement interdite aux Hapalogastriques, elle devait l'être bien plus encore pendant l'éocène et le miocène, c'est-à-dire à des époques où les climats brûlants dépassaient, de beaucoup, leur limite septentrionale actuelle. Aussi, les Lithodinés tertiaires, avant de commencer leur exode, durent-ils s'adapter peu à peu à l'existence dans les profondeurs de la mer, et donner naissance aux formes plus ou moins abyssales qui appartiennent aux divers genres de la tribu des Ostracogastriques. Certains genres de cette tribu, les *Phyllolithodes* qui se rapprochent beaucoup des Hapalogastriques, et les *Cryptolithodes* qui sont les plus différenciés de tous les Lithodinés, paraissent avoir été réfractaires à ce genre d'adaptation et sont restés sublittoraux, mais tous les autres s'y sont prêtés plus ou moins, et ont fourni aux profondeurs un certain nombre de leurs espèces les plus typiques.

A quelle époque s'effectua cette émigration vers les profondeurs ? il est difficile de le dire exactement, mais si l'on songe aux différences qui existent entre les Ostracogastriques et les Hapalogastriques, on est en droit d'admettre qu'elle ne peut guère remonter au delà de l'oligocène ou du miocène. C'est alors que commença cette émigration vers le sud qui a semé des représentants de la sous-famille sous presque toutes les latitudes du Pacifique, et qui leur a fait atteindre l'extrémité la plus méridionale de l'Amérique antarctique. Abondamment représentés dans le Pacifique septentrional jusqu'au 30e degré de latitude N., les Lithodinés sont devenus de moins en moins nombreux à mesure qu'ils descendaient dans les profondeurs et s'éloignaient de leur centre de dis-

persion. On en connaît cinq espèces (*Lithodes panamensis*, *Paralomis longipes*, *P. aspera*, *Rhinolithodes cristatipes* et *Echidnocerus diomedeæ*), que l'*Albatross* a recueillies dans les profondeurs tropicales du Pacifique, au sud de l'équateur : une autre a été pêchée au large des côtes du Chili (*Neolithodes? diomedeæ*) et deux sont depuis longtemps connues à l'extrême sud de l'Amérique (*Lithodes antartica*, *Paralomis verrucosa*); ces dernières, habitant des régions froides, ont pu quitter les profondeurs de la mer, et redevenir sublittorales comme les Lithodinés primitifs. On n'a pas trouvé jusqu'ici de Lithodinés dans le Pacifique austral, entre l'équateur et le 40° degré de latitude S., mais il ne faut pas oublier que cette partie de l'Océan est restée jusqu'ici peu explorée, et que la région correspondante de l'hémisphère boréal, où les Lithodinés paraissaient ne pas exister, en a donné cinq espèces, dans une seule campagne, aux naturalistes de l'*Albatross*.

Dans leur dissémination à travers le Pacifique, les Lithodinés ont suivi presque tous la côte américaine, bien peu se sont aventurés au large des côtes asiatiques ; 37 espèces, en effet, se trouvent actuellement dans le Pacifique oriental, 12 seulement dans la partie occidentale de cet océan ; encore ces dernières sont-elles toutes localisées vers le nord, la plus méridionale d'entre elles, l'*Hapalogaster dentata*, se trouvant sur la côte japonaise de Simoda, c'est-à-dire par 34° environ de latitude N. Il est possible que des dragages dans cette partie du Pacifique, dans la Polynésie et au large de la Nouvelle-Zélande fassent connaître un certain nombre d'autres Lithodinés ; mais les recherches infructueuses de M. Filhol, au large de l'île Campbell, permettent de croire que ces espèces ne seront pas bien nombreuses, et il y a lieu de considérer comme un fait définitivement établi *l'extrême prédominance des Lithodinés dans le Pacifique oriental.*

A quoi attribuer ce fait, sinon à l'existence du grand continent sino-australien qui a longtemps existé dans ces régions et qui s'est fragmenté, de plus en plus, pendant toute

la durée de la période tertiaire, pour former la Nouvelle-Zélande, l'Australie, les îles Malaises, etc.? Tandis que le Pacifique oriental, pendant la seconde moitié de la période tertiaire, se trouvait dans un état assez semblable à celui qu'il présénte aujourd'hui, le Pacifique occidental, au contraire, était le siège de mouvements orogéniques importants et ces phénomènes ont dû suffire, ce nous semble, à empêcher les Lithodinés d'émigrer vers le sud en suivant cette voie.

4° *Émigration dans l'océan Indien et dans l'Atlantique du sud.* — C'est à l'existence du continent sino-australien, et surtout aux phénomènes orogéniques dont il a été le siège pendant la période tertiaire, qu'on peut attribuer l'absence, jusqu'ici à peu près complète, de Lithodinés dans l'océan Indien. Cet océan, qui se creusa pendant la période crétacée, était séparé du Pacifique par une région peu favorable aux émigrations ; aussi les Lithodinés ne paraissent-ils pas y être parvenus par cette voie, et c'est en allant de l'ouest vers l'est dans les mers du sud, que ceux de l'Amérique australe semblent s'y diriger aujourd'hui. C'est ainsi que s'explique la présence, au large de l'île du Prince-Édouard, d'une Lithode (*L. Murrayi*) et d'une Paralomis (*P. aculeata*), les seuls représentants de la sous-famille qu'on puisse attribuer aujourd'hui à la zone océanique indienne ; c'est en suivant une voie un peu différente, mais en partant du même centre austral, que d'autres formes ont pu parvenir dans l'Atlantique du sud jusqu'au large du Rio de la Plata où ils sont actuellement représentés par une espèce du genre Paralomis (*P. formosa*). Au reste, la *Paralomis verrucosa* semble, par sa distribution géographique, donner la preuve que l'émigration s'est bien effectuée suivant la direction indiquée plus haut, c'est-à-dire de l'ouest à l'est, depuis la pointe australe de l'Amérique; cette espèce, qui existe dans le Pacifique près de la côte patagonienne, s'étend au sud jusqu'au détroit de Magellan et à la Terre de Feu ; elle se retrouve d'ailleurs plus à l'est et, d'après Cunningham, serait très commune aux îles Falkland, c'est-à-dire dans la

partie la plus australe de l'Atlantique. Il est fort probable, je me hâte de l'ajouter, qu'une émigration a dû se produire aussi vers l'océan Indien, dans la direction de l'est à l'ouest à travers les mers australes, mais comme on ne connaît dans ces mers aucune espèce de Lithodinés, comme aussi la distance qui sépare l'océan Indien de l'Amérique australe est beaucoup plus grande à l'ouest qu'à l'est (90 degrés de longitude au lieu de 50), il me semble rationnel d'admettre que *les rares Lithodinés de l'Atlantique du sud et de l'océan Indien sont venus de l'Amérique australe en se dirigeant de l'ouest à l'est.*

5° *Émigration dans l'Atlantique septentrional.* — Trois voies possibles s'ouvraient aux Lithodinés pour parvenir dans l'Atlantique septentrional : 1° une voie australe allant de l'Atlantique du sud vers l'Atlantique du nord ; 2° une voie inter-américaine par le détroit de Panama ; 3° une voie boréale par les mers Glaciales arctiques.

Il est peu utile de démontrer que l'émigration ne s'est point produite par la première de ces voies : l'absence complète de Lithodinés sur toute la côte orientale de l'Amérique, depuis le Rio de la Plata jusqu'au cap Hatteras (du 35e degré lat. S. au 35e lat. N.) et le trajet démesuré qu'auraient dû parcourir les espèces depuis le Pacifique du nord jusqu'à l'Atlantique septentrional, en passant par l'Amérique du Sud, tout semble établir que la dissémination des groupes ne s'est pas effectuée suivant cette direction.

Il serait plus rationnel d'admettre que les Lithodinés sont arrivés dans l'Atlantique septentrional en traversant le détroit de Panama avant l'émersion de l'isthme actuel. Mais rien ne semble établir qu'il en a été ainsi, car les dragages multipliés du *Blake* n'ont pas fait connaître un seul représentant de la sous-famille dans toute l'étendue de la mer des Antilles et du golfe du Mexique. Bien plus, la plupart des Lithodinés de l'Atlantique ont été rencontrés au voisinage de l'Afrique septentrionale (*Lithodes ferox*, *L. tropicalis*) ou des côtes d'Europe (*Rhinolithodes biscayensis*), les autres

(*L. maia*, *Neolithodes Agassizi*) se rencontrent aussi bien à l'est qu'à l'ouest de l'Atlantique, mais ne s'aventurent pas au sud des côtes de la Caroline du Nord, enfin la seule espèce qui soit exclusivement américaine, la *N. Grimaldii*, s'avance encore moins loin vers le sud et ne dépasse guère la latitude de New-York. En fait, il est fort possible qu'à l'époque pléistocène, c'est-à-dire au moment où l'isthme de Panama s'est probablement formé, les Lithodinés n'avaient pas encore atteint, dans leur émigration vers le sud, la latitude de l'isthme, et c'est là, peut-être, une raison qui permet d'expliquer l'absence de tout représentant de ce groupe dans la mer des Antilles et dans le golfe du Mexique.

Il résulte de ce qui précède que les Lithodinés sont parvenus dans l'Atlantique septentrional en passant par l'océan Glacial arctique ; vers la fin de l'époque miocène (âge tortonien), en effet, et pendant une grande partie du pliocène, des communications s'établirent entre ces mers et permirent aux espèces boréales de s'aventurer vers le sud. Pour profiter de cette voie, les Lithodinés du Pacifique septentrional s'avancèrent dans la mer de Behring, où ils sont encore nombreux aujourd'hui, et franchirent le détroit du même nom, qui était déjà, vraisemblablement, ouvert à cet époque.

Mais cette émigration fut plus partielle encore que celle dirigée vers le sud. A l'époque pliocène, comme de nos jours, les glaces polaires encombraient déjà les mers septentrionales de l'Asie et de l'Amérique, et rendaient à peu près impossible la dissémination des espèces franchement littorales. Seules les formes adaptées à la vie dans les profondeurs purent se propager peu à peu dans les mers boréales et, en fait, ce sont les seules qui soient parvenues dans l'Atlantique. Une de ces espèces, la *Lithodes maia*, a laissé des représentants dans les profondeurs polaires qu'ont suivies les Lithodinés pour arriver dans cet océan ; à l'ouest, on la trouve, en effet, d'après Brandt (*49*, p. 172), dans les mers boréales de l'Amérique et du Groenland ; à l'ouest, d'après Sars (*86*, p. 3), au delà du 70e degré de lat. N. et jusque

dans la mer de Barentz, c'est-à-dire entre le Spitzberg et la Nouvelle-Zemble. Dans toutes ces régions, elle habite ordinairement des profondeurs de 200 à 400 mètres, mais, dans la zone tempérée, elle se rapproche plus fréquemment de la surface ; d'après Henderson, elle est commune dans les chaluts des pêcheurs de la Clyde (*86*), et Van Beneden (*86*, 135) la cite sur les côtes de la Belgique parmi les espèces sublittorales. Est-ce par les mers polaires de l'Asie ou par celles de l'Amérique que s'est effectuée l'émigration de cette espèce et de celles qui ont servi de départ à la faune lithodienne de l'Atlantique? Il est bien difficile de le dire, mais il est fort possible que l'émigration ait suivi ces deux routes opposées, et tout fait même prévoir que la drague rencontrera des Lithodinés sur le trajet de l'une et de l'autre. La mer Glaciale rosso-asiatique est, il est vrai, beaucoup plus longue que la mer Glaciale américaine, et le continent s'y avance à des latitudes plus polaires (77° au lieu de 71°), mais on sait, depuis les voyages de M. Nordenskiöld, qu'elle est beaucoup moins encombrée par les glaces, ce qui permet de croire qu'elle offre un accès plus facile aux Lithodinés errants. Dans tous les cas, la *Lithodes maia* nous est connue assez loin dans l'une et l'autre direction ; signalée au Groenland, dans les mers arctiques américaines, et entre la Nouvelle-Zemble et le Spitzberg, dans la partie rosso-asiatique de l'océan Glacial, elle sera certainement trouvée dans d'autres régions polaires plus rapprochées du Pacifique, et tout nous porte à croire qu'alors, il sera permis de l'identifier avec la *Lithodes Couesi* et peut-être avec la *L. æquispina*, espèces qui la représentent actuellement dans la mer de Behring et qui ont, à coup sûr, la même origine qu'elle.

Étant données nos connaissances actuelles, les Lithodinés ne dépassent guère au sud, dans l'Atlantique septentrional, le 22e degré de latitude ; toutefois rien ne prouve qu'ils ne franchissent pas l'équateur, et qu'on ne puisse rencontrer, sous les latitudes de l'hémisphère austral, des espèces venues des

mers antarctiques et d'autres des mers subpolaires boréales. Mais il semble, dès aujourd'hui, que ces deux courants d'émigration n'affectent pas le même côté de l'Atlantique : les Lithodinés du nord, évitant la mer des Antilles et les très grandes profondeurs qui l'avoisinent à l'est, se répandent vers l'ancien continent et émigrent en se tenant au large des côtes d'Europe et d'Afrique ; les espèces venues du sud, au contraire, se bornent à continuer leur déplacement au voisinage des côtes de l'Amérique ; arrivées à la Terre de Feu, en suivant le Pacifique, elles se dirigent vers l'équateur, en longeant la côte américaine de l'Atlantique et forment, par suite, un courant d'émigration exactement inverse de celui qui vient des mers boréales.

En résumé, l'examen attentif de la distribution géographique et bathymétrique des Lithodinés permet de mettre en évidence les faits suivants :

1° Les Lithodinés recherchent tous les eaux froides ou tempérées ; dans les régions tropicales, ils trouvent ce milieu favorable au fond de l'Océan et s'éloignent toujours des rivages ; dans les régions tempérées ou froides, ils peuvent habiter, au contraire, les profondeurs ou le voisinage des côtes.

2° Les Lithodinés primitifs (Hapalogastriques) sont tous littoraux ou sublittoraux, et beaucoup de formes qui en dérivent (*Phyllolithodes*, *Cryptolithodes*, la plupart des *Echidnocerus*, etc.) sont restées, comme eux, au voisinage du littoral ; les espèces actuellement abyssales, sont, par conséquent, des formes émigrées qui se sont progressivement éloignées du rivage. Des faits analogues s'observent dans la sous-famille des Galathéinés ; on sait, par contre, que les ancêtres des Lithodinés, les Paguriens, paraissent avoir émigré des profondeurs vers la côte.

3° Les premiers représentants de la sous-famille n'ont guère dû apparaître avant le début de la période tertiaire ; ils ont eu pour berceau le nord du Pacifique, et c'est encore dans cette région de l'Océan que la sous-famille présente

toutes ses formes primitives et la très grande majorité de ses représentants.

4° Pour se répandre dans les autres mers, les Lithodinés ont suivi d'abord la voie qui s'ouvrait largement devant eux, celle du Pacifique ; mais avant de se diriger vers le pôle austral, en parcourant cet océan, ils ont dû s'adapter d'abord à une existence abyssale. Certains ne s'y sont pas prêtés et, restant franchement sublittoraux, n'ont pas dépassé la zone tempérée du Pacifique septentrional ; les autres, après avoir gagné les profondeurs, se sont dirigés vers le sud, et ont atteint l'Amérique australe, où ils ont pu redevenir sublittoraux. Dans cette émigration, les Lithodinés ont suivi la partie la plus stable du Pacifique, celle qui confine à l'Amérique ; la région sino-australienne de cet océan ayant été, pendant l'époque tertiaire, le siège de bouleversements nombreux, ils l'ont probablement évitée, et, dans tous les cas, ne paraissent pas dépasser le Japon méridional.

5° L'océan Indien n'ayant pu recevoir de Lithodinés par cette voie, ceux-ci paraissent s'y être dirigés en suivant les mers australes de l'ouest à l'est, à partir de l'Amérique du Sud ; au reste, on ne connaît pas encore de Lithodinés dans l'océan Indien proprement dit, et les espèces qui s'en rapprochent le plus ne dépassent pas l'île du Prince-Édouard.

6° D'autres Lithodinés de l'Amérique australe ont pénétré dans l'Atlantique du sud en se dirigeant vers l'équateur, au large de la côte américaine. Quant à l'Atlantique septentrional, il fut envahi, à partir du pliocène, par des Lithodinés venus des régions arctiques du Pacifique, et notamment de la mer de Behring ; les espèces littorales, à cause des glaces polaires, ne purent pas s'engager dans cette voie, et celles adaptées aux profondeurs en profitèrent seules pour parvenir dans l'Atlantique ; elles évitèrent la mer des Antilles et les abysses voisines, se dirigèrent vers l'ancien continent et arrivèrent ainsi au large des côtes africaines. Si bien que les Lithodinés ont envahi et envahissent encore l'Atlantique, suivant deux routes diamétralement opposées, l'une occi-

dentale, dirigée du sud au nord au voisinage du nouveau continent, l'autre orientale et dirigée du nord au sud au large de l'Europe et de l'Afrique.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

C. Spence Bate.
66. Vancouver Island Crabs. — *Naturalist in Vancouver Island and British Columbia, vol. II, 1886.*

T. Bell.
53. A History of the british stalk eyed Crustacea, 1853.

P. J. van Beneden.
61. Recherches sur la faune littorale de la Belgique; Crustacés, 1861.

J.-E. Benedict.
94. Description of new Genera and Species of Crabs of the Family Lithodidæ, with Notes on the young of Lithodes camtschaticus and Lithodes brevipes. — *Proceed. U. S. Nat. Museum, vol. XVII, n° 1016, 1894.*

J.-E.-V. Boas.
80. Studier over Decapodernes Slægtskabsforhold. — *Vid. selsk. Skr., 6 Rœkke, Natur. og Math., Afd. I, 2 (avec résumé en français), 1880.*

E.-L. Bouvier.
94. Recherches sur les affinités des Lithodes et des Lomis avec les Paguridés. — *Ann. des sc. nat. Zool., sér. 7, t. XVIII, 1894.*
95. Sur la distribution géographique des Lithodinés. — *Bulletin du Muséum d'histoire naturelle, n° 2, 1895.*

J.-F. Brandt.
49. Die Gattung *Lithodes*, Latreille nebst vier neuen ihr verwandten von Wossnesenski entdeckten, als Typen einer besondern Abtheilung (Tribus Lithodea) der Edwards'schen Anomuren. — *Bull. phys. math. Acad. St-Pétersbourg, t. VII, n° 14, 1849.*
50. Vorlaüfige Bemerkungen über eine aus zwei noch unbeschriebenen Gattungen und Arten gebildete Unterabtheilung (*Hapalogastrica*) der *Tribus Lithodina;* begleitet von einer Charakteristik der eben genannten Tribus der Anomuren. — *Ibid., t. VIII, n° 16-17, 1850.*
53. Ueber eine neue Art der Gattung Cryptolithodes (*Cryptolithodes sitchensis*). — *Ibid., t. XI, n°s 15-16, 1853.*

R.-O. Cunningham.
71. Notes on the natural History of the strait of Magellan and West Coast of Patagonia, 1871.

J.-D. Dana.
52. Crustacea, part. I. — *United States Exploring Expedition (1838-1842) under the command of Charles Wilker, vol. XIII, 1852.*

W. de Haan.
50. Crustacea. — *Siebold, Fauna Japonica, 1850.*

W. Faxon.
93. Albatross 1891. Preliminary description of new species of Crustacea. — *Bull. Mus. comp. Zoöl.*, *vol.* XXIV, *1893.*
H. Filhol.
85. La vie au fond des mers, 1885.
85 *a.* Mission de l'île Campbell, Zoologie, 1885.
W.-P. Gibbons.
54. Description of *Ctenorhinus setimanus.* — *Proc. Calif. Acad. nat. sc.*, *t. I*, *154* (non consulté).
Herbst.
82. Versuch einer Naturgeschichte der Krabben und Krebse. 1ter Band, 1782.
J.-R. Henderson.
80. The Decapod and Schizopod Crustacea of the Firth of Clyde. — *Proc. Nat. hist. Soc. Glascow*, *sér. 2*, *t. 1*, *1886.*
88. Report on the Anomura. — *Challenger*, *Zool.*, *vol. XXVII*, *1888.*
Jacquinot et Lucas.
53. Crustacés. — *Voyage au pôle sud sur l'Astrolabe et la Zélée*, *t. III*, *1853.*
J.-P.-B.-A. Lamarck.
18. Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, t. V, 1818.
P.-A. Latreille.
6. Genera Crustaceorum et Insectorum, t. I, 1806.
W.-E. Leach.
15. Malacostraca podophthalmata Britanniæ, 1815.
A. Milne-Edwards.
83. L'expédition du *Talisman.* — *Bulletin hebdomadaire de l'Association scientifique de France, 1883.*
91. Crustacés. — *Mission scientifique du cap Horn, 1882-1883*, *t. VI*, *Zoologie*, *1891.*
A. Milne-Edwards et E.-L. Bouvier.
94. *Neolithodes*, genre nouveau de la sous-famille des Lithodinés. — *Bull. Soc. zool. de France*, *t.* XIX, *juillet 1894.*
94 *a.* Crustacés décapodes provenant des campagnes du yacht l'*Hirondelle* (1886, 1887, 1888). 1re partie; Brachyures et Anomoures. — *Résultats des campagnes scientifiques de l'Hirondelle*, *Fasc. VII*, *1894.*
H. Milne-Edwards.
37. Histoire naturelle des Crustacés, t. II, *1837.*
49. Crustacés. — *Règne animal de Cuvier*, 2e *édition*, *t. XII* (*atlas*), *1849.*
H. Milne-Edwards et H. Lucas.
41. Description de Crustacés nouveaux ou peu connus conservés dans la collection du Muséum d'histoire naturelle. — *Archives du Muséum*, *t. II*, *1841.*
E.-J. Miers.
79. On a Collection of Crustacea made by Capt. H. C. St-John in the Corean and Japanese seas. — *Proc. Zool. Soc. London*, *1879.*
81. Crustacea. — *Account of the zool. Collection made during the Survey of H. M. S. « Alert » in the Straits of Magellan and on the Coast of Patagonia; Ibid.*, *1881.*
Nicolet.
49. Crustaceos y Aracnidos. — *Historia fisica y politica de Chile*, *Zool.*, *t. III*, *1849.*

A. Ortmann.
92. Die Decapoden-Krebse der Strassburger Museum, IV Th. Die Abtheilungen Galatheidea und Paguridea. — *Zoologisch. Jahrbüch.*, *B. VI*, *1892.*

E. Perrier.
86. Les explorations sous-marines, 1886.

F. Richters.
84. Beitrag zur Kenntniss der Krustaceenfauna des Behringsmeeres. — *Abhandl. Senckenberg. Nat. Gesell.*, *B. XIII*, *1884.*

G.-O. Sars.
86. Crustacea, II. — *The Norwegian North-Atlantic Expedition 1876-1878*, *Zoology*, *1886.*
88. Bidrag til Kundskaben om Decapodernes Forvandlinger. — *Archiv. f. Math. og Naturv.*, *1888.*

P. Schalfeew.
92. Carcinologische Bemerkungen aus dem Zoologischem Museum der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. — *Mélanges biologiques du Bulletin de l'Académie impériale des sciences de St-Pétersbourg*, *t. XIII*, *1892.*

S.-J. Smith.
82. Blake, report on the Crustacea. — *Bull. Mus. comp. Zoöl*, *vol. X*, *1882.*
83. Preliminary Report on the Brachyura and Anomura dredged in deep water off the south Coast of New-England by the U. S. Fish Commission in 1880-1882. — *Proceed. U. S. Nat. Mus.*, *vol. VI*, *1883.*
84. Report on the Decapod Crustacea of the Albatross dredgins off the east Coast of the United States in 1883. — *Report Comm. of Fish and Fisheries for 1883-1884.*
86. Report on the Decapod Crustacea of the Albatross dredgins off the east Coast of the U. S. during the Summer and Autumn of 1884. — *Report Comm. of Fish and Fisheries for 1885-1886.*

W. Stimpson.
57. Crustacea and Echinodermata of the Pacific shores of North America. — *Journ. Boston Soc. Nat. Hist.*, *vol. VI.*
58. Notes on North American Crustacea, n° 1. — *Annal. Lyc. nat. Hist.*, *New-York*, *1858.*
58 *a*. Prodromus, Pars VII, Crustacea Anomoura (Extrait des *Proc. Acad. Nat. Sciences*, *décembre 1858*).
60. Notes on North American Crustacea, in the Museum of the Smithsonian Institution, n° *II.* — *Ann. Lyceum of Nat. Hist.*, *New-York*, *1860.*

W.-G. Tilesius.
15. De cancris camtschaticis, oniscis, etc. — *Mém. de l'Ac. imp. des sciences de St-Pétersbourg*, *t. V*, *1815.*

A. White.
48. Description of Echidnocerus cibarius, a new species and subgenus of Crustacea. — *Proceed. Zool. Soc.*, *1848.*
56. Some remarks on Crustacea of the genus Lithodes, with a brief description of a species apparently hitherto unrecorded. — *Ibid.*, *1856.*

ÉTUDE

DES

PHÉNOMÈNES DE SURVIE DANS LES MUSCLES

APRÈS LA MORT GÉNÉRALE

Par M. TISSOT.

INTRODUCTION

Ce travail a pour but l'étude des différents phénomènes qui ont lieu dans les muscles après la mort générale ou après leur extraction du corps de l'animal. Une première série de recherches a trait aux manifestations de l'activité du muscle après la mort générale et aux relations de cette activité avec la rigidité cadavérique. Ces recherches contiennent quelques faits nouveaux relatifs aux phénomènes électriques de la contraction musculaire.

Dans une deuxième catégorie d'expériences, j'ai étudié quelques-unes des conditions dans lesquelles se produit le phénomène de la rigidité cadavérique, et j'ai cherché à établir des faits qui puissent nous éclairer sur la nature de ce phénomène et sur la valeur des deux hypothèses qui ont été proposées pour l'expliquer. Ce sujet n'avait pas l'attrait de la nouveauté, car le nombre des physiologistes qui se sont occupés de la question depuis Louis, Nysten, etc., est considérable, mais il présente l'attrait de l'inconnu ; ce que nous savons actuellement sur la rigidité cadavérique est en effet fort peu de chose en comparaison de ce qu'il nous reste à connaître. C'est la raison qui m'a engagé à aborder ce sujet.

Dans une dernière série de recherches, j'ai étudié les

échanges gazeux avec l'air des muscles isolés du corps. L'obscurité qui règne encore sur cette question tient particulièrement à l'ignorance presque complète des conditions expérimentales dans lesquelles les observateurs se sont placés jusqu'ici. Une première série de recherches a eu pour but de déterminer ces conditions. J'ai établi ainsi un certain nombre de faits qui ont servi de base à d'autres expériences dans lesquelles j'ai fait varier certaines conditions expérimentales, telles que l'état d'activité du muscle (travail ou repos) la température extérieure, etc. Un des principaux buts de cette catégorie d'expériences a été de déterminer les rapports qui existent entre l'absorption de l'oxygène et les manifestations de l'activité des tissus. Ces recherches m'ont permis en outre d'établir quelle signification il faut attribuer, à ce même point de vue, à l'exhalaison d'acide carbonique par le muscle. On verra, par l'exposé de mes expériences à ce sujet, qu'elles constituent un groupement de faits qui, tous, parlent dans le même sens et apportent leur confirmation aux conclusions que j'en ai tirées.

Ce travail a été fait dans le laboratoire de pathologie comparée du Muséum, sous la direction de M. Chauveau. Je prie mon maître d'agréer l'expression de ma vive reconnaissance pour la sollicitude avec laquelle il a guidé mes recherches et pour la bienveillance qu'il n'a cessé de me témoigner depuis le jour où il a bien voulu m'accueillir dans son laboratoire. Je le prie en outre de croire à ma profonde gratitude pour les moyens matériels divers qu'il m'a procurés et pour tous les soins avec lesquels il a cherché à favoriser mes recherches. C'est grâce à eux que j'ai pu exécuter ce travail dans des conditions exceptionnelles.

Je suis profondément reconnaissant à M. le professeur Milne-Edwards, directeur du Muséum, de la bienveillance qu'il m'a témoignée. Je ne saurais trop le remercier d'avoir contribué pour une large part à me fournir les moyens de faire ce travail, et de lui avoir donné l'hospitalité dans les *Annales des sciences naturelles*.

J'adresse à mon ami M. Ch. Contejean mes plus vifs remerciements pour les conseils qu'il m'a constamment prodigués et pour le concours qu'il m'a prêté dans de très nombreuses circonstances. Je n'oublierai pas la complaisance avec laquelle il a cherché à faciliter mes recherches.

Je dois aussi des remerciements à M. Henri de Varigny et à M. Phisalix pour l'amabilité avec laquelle ils m'ont aidé dans mes expériences.

Je tiens à exprimer ma vive gratitude à mon ancien maître, M. le professeur Charbonnelle Salle, sous la direction duquel mes premières recherches ont été commencées. Je n'oublierai pas avec quelle bienveillance il a dirigé mes premières études et a mis à ma disposition toutes les ressources de son laboratoire. C'est grâce à ses excellentes leçons et à ses excellents conseils que j'ai pu commencer ce travail et le continuer avec fruit.

J'éprouve un grand plaisir à témoigner à l'un de mes anciens maîtres, M. le professeur Surleau, ma vive reconnaissance pour les soins qu'il a pris de mes premières études. Il m'a traité avec une bienveillance qui m'a vivement touché. Je le prie d'agréer l'hommage de mon affectueux dévouement.

CHAPITRE PREMIER

PERSISTANCE DE L'EXCITABILITÉ ET DES PHÉNOMÈNES ÉLECTRIQUES DE LA CONTRACTION MUSCULAIRE APRÈS LA MORT GÉNÉRALE.

I. — *Persistance des phénomènes électriques de la contraction musculaire.* — Il est admis par tous les physiologistes que la contractilité et l'excitabilité du muscle ont disparu lorsqu'il a perdu la propriété de se contracter sous l'influence des excitations électriques et mécaniques. Il est admis aussi qu'un nerf est mort lorsque son excitation ne détermine

plus de contraction dans le muscle. Les expériences qui suivent ont pour but de démontrer que, lorsque le myographe ne donne plus d'indications, si sensible qu'il soit, il se produit encore dans les muscles des phénomènes intimes accompagnés de modifications dans leur état électrique. M. d'Arsonval le premier a attiré l'attention sur ce sujet, et démontré, à l'aide de son myophone (1), que le bruit rotatoire des muscles persiste longtemps, jusqu'à dix heures après la disparition des contractions décelables par le myographe.

Les expériences que j'ai faites m'ont montré :

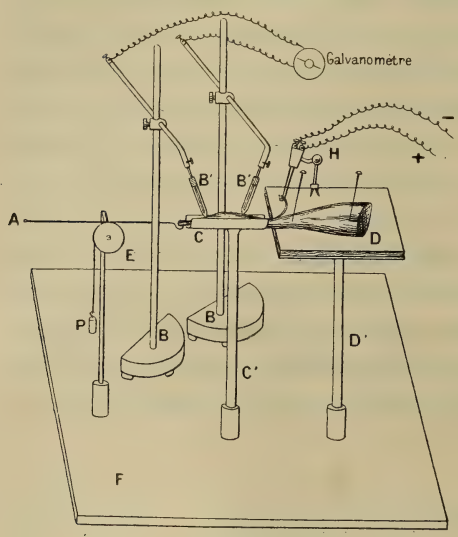


Fig. 1.

1° Que les phénomènes électriques de la contraction musculaire peuvent persister longtemps après la disparition des secousses décelables au myographe.

2° Que le nerf peut encore provoquer l'apparition du courant d'activité dans le muscle assez longtemps après qu'il a perdu la propriété de le faire contracter.

3° Qu'une excitation insuffisante pour déterminer une contraction musculaire détermine cependant l'apparition du courant d'activité.

Ces expériences m'ont en outre fourni l'occasion d'étudier quelques autres points de la physiologie des muscles.

Mes observations ont été faites sur le gastrocnémien de la grenouille, et à l'aide du dispositif suivant :

On sectionne la patte d'une grenouille et on la fixe sur

(1) A. d'Arsonval, *Sur la durée de l'excitabilité des nerfs et des muscles après la mort.* (*C. R.*, juin 1893.)

une plaque de liège D soutenue par un pied isolant D′ (fig. 1). Le gastrocnémien est découvert, son tendon est détaché, puis on le dispose sur une gouttière *c* soutenue par un pied isolant *c′*. Au tendon est relié un fil passant sur la poulie E; ce fil est lui-même en relation avec un myographe placé en A et avec un poids P. Deux électrodes impolarisables de d'Arsonval sont appliquées, l'une sur le corps charnu du muscle, l'autre sur le tendon (B′ B′). Le sciatique préparé est disposé sur les crochets d'un excitateur H fixé sur la plaque de liège D. Les électrodes B. B′ sont reliées à un galvanomètre.

L'excitation du nerf est faite par une série de courants induits très rapprochés; cette excitation détermine dans le muscle frais un très court tétanos. Les courants induits sont donnés par un appareil à chariot actionné par un ou deux éléments Daniell.

Mes observations portent sur le courant d'action phasique du muscle (1) provenant d'une excitation indirecte, excitation du nerf. Ce courant étant observé au galvanomètre et les courants induits étant très rapprochés, je n'ai observé que la phase atterminale du courant, c'est-à-dire un courant dirigé dans le muscle de la partie charnue au tendon. L'amplitude du premier arc d'impulsion du galvanomètre est prise comme mesure de ce courant.

Expérience I. — Le gastrocnémien d'une grenouille et le sciatique sont préparés comme il vient d'être dit plus haut. Le muscle est tendu par un poids de 5 grammes. Le nerf est excité toutes les 15 minutes. On inscrit la contraction à chaque excitation et on lit la valeur de la déviation du galvanomètre. Dans cette expérience, j'ai vu le courant d'action persister 3 heures un quart après la disparition des secousses. Si nous représentons graphiquement les résultats obtenus, nous obtenons la courbe suivante :

(1) Hermann, *Handb. d. Phys. d. Bewegungsapp.* I, p. 217.

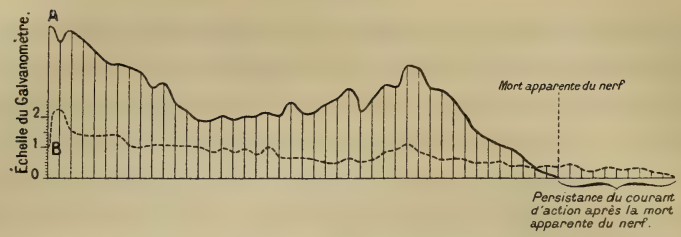


Fig. 2. — A, courbe de la contraction musculaire; B, courbe du courant d'action.

Cette expérience montre que le nerf est resté vivant trois heures après sa mort apparente. La courbe montre en outre l'accroissement du courant d'action corrélatif de l'accroissement des secousses pendant la période d'hyperexcitabilité qui précède la mort du nerf, phénomène déjà observé par Du Bois-Reymond.

Expérience II. — Même dispositif que dans l'expérience précédente. On recherche quelle est la valeur minimum du courant nécessaire à déterminer une contraction et, cette valeur connue, on excite le nerf par un courant encore plus faible, mais en donnant une courte durée aux excitations afin d'éviter que l'addition latente de celles-ci provoque une secousse. On observe alors l'apparition du courant d'activité à chaque excitation.

Cette expérience vient, à l'appui de la précédente, montrer que, malgré qu'il ne se produise dans le muscle aucun changement de forme appréciable, il se produit dans son intérieur des modifications qui donnent naissance à un courant. Je donnerai encore une nouvelle preuve de ce fait dans une expérience citée plus loin et faite dans des conditions différentes (Exp. IV).

Expérience III. — On décapite une grenouille ; on découvre le gastrocnémien (seulement ce muscle), de manière à l'exposer aux causes de dépérissement ; mais on le maintient constamment à l'humidité. Le nerf est ainsi placé dans de meilleures conditions que le muscle pour la conservation de son excitabilité. Lorsque les contractions musculaires ont disparu par excitation directe, on dispose le gastrocnémien comme dans les expériences précédentes, puis on excite le sciatique (coupé et chargé sur les

crochets de l'excitateur). A chaque excitation, on observe l'apparition du courant d'activité du muscle. Dans une expérience, j'ai vu le courant d'action persister 13 heures après la mort apparente du muscle.

Dans cette expérience, il y a à la fois persistance de la vie dans le muscle et dans le nerf après qu'ils ont cessé de la manifester par des phénomènes apparents au myographe ou à l'œil.

Expérience IV. — On prépare le gastrocnémien d'une grenouille ; le fémur est solidement fixé à une pince appliquée sur

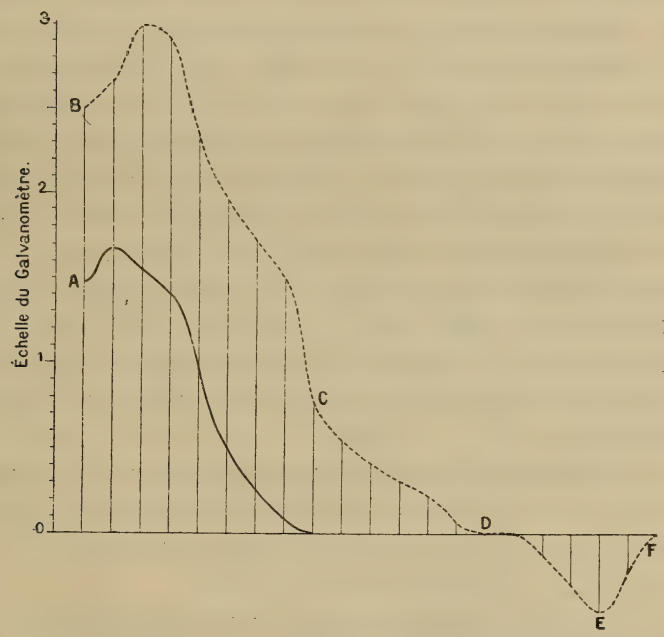


Fig. 3. — A, courbe de la contraction musculaire ; B, courbe du courant d'action.

la plaque D (fig. 1). Le sciatique est isolé, coupé et chargé, puis le muscle est tendu par un poids croissant. On excite le nerf toutes les 2 minutes environ. On observe au début une augmentation du courant d'activité concordant avec une augmentation de la hauteur des secousses. La traction augmentant, la contraction et le courant d'action diminuent. En C, les contractions

ont disparu, alors que le courant d'action persiste encore, et diminue progressivement jusqu'en D, où il devient nul. La traction continuant encore, on observe alors l'apparition d'un nouveau courant, de sens contraire au premier. A partir de E, ce courant diminue, puis disparaît, la distension du muscle étant à son maximum et ce dernier étant devenu inexcitable par l'intermédiaire du nerf.

Notons, dans cette expérience, la présence du courant d'activité alors que les contractions musculaires ont déjà disparu.

Quant au courant de sens contraire observé en DF, il doit être rapporté à la *variation positive* observée par M. d'Arsonval (1), courant qui se produit lorsqu'on étire un muscle. Mais dans ce dernier cas, le muscle ne joue qu'un rôle passif, tandis que le courant que j'ai observé se produit dans un muscle en état d'activité, et tend à montrer que le muscle peut, dans certaines conditions, s'allonger sous l'influence d'une excitation. On peut encore constater directement ce fait en suspendant d'emblée au muscle un poids plus considérable que celui qu'il peut soulever ; à la première excitation, on pourra observer la variation positive. Mais je tiens à dire ici, que souvent on ne l'observe pas et qu'on constate l'apparition du courant d'action, sans doute parce que le poids choisi n'est pas assez lourd.

Je ne puis parler de ces faits sans citer les expériences de Weber et donner une nouvelle confirmation d'un fait contesté et nié : l'allongement possible du muscle sous l'influence d'une excitation.

En résumé je conclurai de cette série d'expériences :

1° Que les nerfs en état de mort apparente peuvent engendrer dans le muscle la production du courant d'activité.

2° Que les muscles ayant déjà perdu toute contractilité répondent à l'excitation de leur nerf par un phénomène électromoteur.

(1) A. d'Arsonval, *Relations entre la tension superficielle et certains phénomènes électriques d'origine animale.* (*Arch. de physiologie*, 1889.)

3° Qu'un courant trop faible pour déterminer une contraction détermine néanmoins l'apparition du courant d'activité.

Un autre fait intéressant à remarquer dans ces expériences est que le courant d'activité du muscle paraît résulter de l'activité physiologique de ce dernier et non d'une modification dans ses propriétés physiques. Ce fait concerne plus particulièrement les théories de la contraction musculaire dont il ne sera pas question ici.

II. — *Persistance de la contractilité dans les muscles après la mort générale, et dans l'état de rigidité cadavérique.* — Il est admis par tous les physiologistes que l'excitabilité musculaire disparaît en général 3 ou 4 heures après la mort chez les mammifères ; et l'on donne comme signe absolu de la perte de l'excitabilité, l'apparition de la rigidité cadavérique. Je n'insisterai pas sur l'énumération des faits remarquables de longue persistance de l'excitabilité, faits qui sont exposés dans les traités de physiologie. Je me bornerai à dire qu'aucune des recherches faites sur ce sujet jusqu'à ce jour n'a trait à la persistance de l'excitabilité dans les muscles rigides. Aucune des manifestations vitales essentielles n'a encore été constatée dans ces derniers. Les expériences qui suivent ont pour but de démontrer que les muscles en état de rigidité peuvent rester excitables, même par l'intermédiaire de leur nerf. Dans l'exposé de ces recherches, je passerai successivement en revue l'excitabilité indirecte et l'excitabilité directe (électrique, mécanique et chimique).

EXCITABILITÉ INDIRECTE

Un muscle peut être complètement rigide avant que son nerf ait perdu son excitabilité, et même avant qu'elle ait diminué sensiblement. Pour démontrer ce fait, je fais l'expérience suivante :

Expérience V. Juin 1894. — Plusieurs grenouilles sont strychninisées par une faible dose de strychnine (2 à 3 dixièmes de milligramme) ; on les décapite lorsque les convulsions ont

cessé. La rigidité survient au bout d'un temps variable, quelquefois au bout d'une heure. On conserve dans un endroit frais celles dont la rigidité a été la plus précoce et on interroge toutes les heures l'excitabilité du nerf sciatique. J'ai pu, dans ces conditions, obtenir par l'excitation de ce nerf, de fortes contractions du gastrocnémien, six heures après l'apparition de la rigidité, et j'aurais vu l'excitabilité persister plus longtemps, si la nuit n'avait mis fin à mon observation. Dans cette expérience, le sciatique était coupé et chargé sur une pince pour éviter toute dérivation du courant excitateur, et j'ai employé des courants dont la dérivation était insuffisante à faire contracter le gastrocnémien, lorsque les électrodes étaient appliquées sur la cuisse.

EXCITABILITÉ DIRECTE

Excitabilité électrique. — Les muscles rigides peuvent encore conserver pendant assez longtemps leur excitabilité aux courants électriques. Le fait s'observe surtout sur les animaux chez lesquels la rigidité a apparu rapidement. Voici plusieurs expériences à l'appui de ce fait :

Expérience VI. 9 février 1894. — Un chat est tué par inhalations de chloroforme à 2 h. 30 m.

A 3 h. 30 m., la rigidité commence à se produire dans tous les membres.

A 4 h. 20 m., rigidité déjà très forte.

A 4 h. 35., rigidité totale de tout le corps. Les muscles du tendon d'Achille donnent, par l'excitation électrique, de fortes contractions. Les muscles des membres antérieurs sont encore excitables.

A 5 h. 10 m., les muscles des membres antérieurs sont devenus inexcitables.

A 6 h., gastrocnémien encore excitable, mais pas totalement ; une partie du muscle ne répond déjà plus à l'excitation.

A 6 h. 25 m., le courant excitateur provoque encore à la surface du muscle de nombreuses contractions fibrillaires.

A 6 h. 40 m., disparition de l'excitabilité.

Il y a donc eu dans ce cas une persistance de deux heures

dans l'excitabilité après la rigidification complète des muscles.

Ce phénomène est constant chez le cheval, chez lequel la rigidité survient en général brusquement après la mort, au bout d'une demi-heure à une heure.

Expérience VII. 17 mars 1894. — On sectionne le bulbe d'un cheval à 3 h. 45 m. Il tombe sur le côté droit.

A 4 h., on perçoit déjà une rigidité assez forte dans le membre postérieur droit reposant sur le sol (1), et une rigidité notable des mâchoires.

A 4 h. 15 m. Patte postérieure droite totalement rigide ; la gauche en voie de rigidification. La rigidité débute dans les deux pattes antérieures ; elle est plus considérable du côté droit.

5 h. Patte postérieure gauche totalement rigide.

5 h. 30. Patte antérieure droite totalement rigide.

5 h. 40. Patte antérieure gauche totalement rigide.

6 h. Le muscle bifémoro-calcanéen, totalement rigide depuis 4 h. 15 m., est découvert et excité électriquement. Il donne de fortes contractions en masse.

6 h. 50 m. Excitabilité en voie de disparition dans le bifémoro-calcanéen, persistante dans les muscles des membres antérieurs.

7 h. 15 m. Excitabilité disparaît dans les muscles des pattes antérieures.

La persistance de l'excitabilité dans le muscle bifémoro-calcanéen a donc été environ de 2 heures 35 minutes après la rigidification complète. Mais cette persistance peut être beaucoup plus longue. M. Chauveau l'a vue souvent se prolonger jusqu'à 5 heures après l'apparition de la rigidité. Chez la grenouille, cette persistance peut atteindre douze heures.

Excitabilité mécanique. — Lorsque l'excitabilité électrique est perdue, le muscle rigide peut encore conserver l'excitabilité mécanique. M. Chauveau l'a vue persister jusqu'à 15 heures après l'apparition de la rigidité chez le cheval. J'ai cons-

(1) Dans cette observation, comme dans une foule d'autres, j'ai toujours vu le côté du corps qui repose sur le sol, devenir rigide plus rapidement que l'autre côté et acquérir une rigidité plus considérable.

taté souvent une persistance de 3 ou 5 heures chez le chat, le chien ; je ne citerai pas d'expériences faites sur ces animaux, mais sur le fœtus qui se prête mieux à l'étude du phénomène.

Expérience VIII. 17 mars 1894. — Une chatte en gestation est tuée par le gaz d'éclairage à 1 h. On extrait immédiatement 5 fœtus d'une longueur de 8 centimètres, avec l'amnios intact dans lequel on les conserve, en les mettant dans un endroit frais.

Je décrirai la succession des phénomènes chez deux fœtus (1).

Fœtus n° 1. — 17 mars. Mort à 1 h. 15 m.

3 h. 15 m. Excitabilité électrique disparaît.

8 h. soir. Pas traces de rigidité.

18 mars, 8 h. matin. Rigidité manifeste et très nette (2), excitabilité mécanique très vive.

19 mars, 8 h. Excitabilité mécanique faible, mais encore nette. Elle disparaît à 10 h.

Fœtus n° 2. — 17 mars. Mort à 1 h. 20 m.

4 h. 10 m. Excitabilité électrique disparaît.

18 mars, 8 h. matin. Rigidité très nette, excitabilité mécanique très vive.

20 mars. Excitabilité mécanique disparaît à 2 h.

En résumé, chez 3 fœtus, l'excitabilité mécanique a persisté de 25 à 27 heures après le moment où la rigidité a été constatée. Chez les deux autres, elle a persisté environ 53 ou 54 heures au minimum, après ce moment. — Remarquons aussi dans cette expérience le temps assez long qui s'est écoulé jusqu'à l'apparition de la rigidité. Ce temps a dépassé 7 heures. La rigidité a été retardée, parce que les fœtus ont été refroidis après la mort ; si en effet on les laisse dans le corps de la mère, là où leur température se conserve assez longtemps notablement au-dessus de la température extérieure, on les voit devenir rigides au bout de trois à cinq heures.

(1) Ces deux fœtus ont présenté les deux chiffres extrêmes comme persistance de l'excitabilité.

(2) La rigidité s'est produite pendant la nuit.

Un fait frappant dans l'expérience précédente est le contraste qui existe entre la disparition assez rapide de l'excitabilité électrique et la longue persistance de l'excitabilité mécanique. En effet, chez le fœtus, l'excitabilité électrique disparaît plus rapidement que chez l'adulte, tandis que l'excitabilité mécanique persiste beaucoup plus longtemps que chez ce dernier; je terminerai par quelques mots sur les caractères de la contraction des muscles du fœtus: Une percussion faite sur un point quelconque du corps, à travers la peau, détermine presque aussitôt la formation d'un bourrelet très apparent qui soulève le tégument. Si la percussion porte sur un muscle découvert, on voit se produire une contraction en masse, avec formation d'un bourrelet au point touché; cette contraction est lente et dure de 20 à 30 secondes ; le muscle peut rester contracté assez longtemps jusqu'à 20 ou 30 minutes. Chez le fœtus n° 2, le deuxième jour après la mort, en percutant le biceps brachial, je faisais naître facilement une contraction qui déterminait une flexion de l'avant-bras sur le bras d'environ 70° ; cette flexion se produisait lentement, mais en moins d'une demi-minute.

Quant à la rigidité du fœtus que j'ai constatée dans cette expérience, rigidité qui est niée, j'en parlerai dans le chapitre suivant.

Je m'appuierai aussi sur cette expérience pour montrer que le muscle rigide peut rester longtemps vivant, puisque dans le cas actuel, cette persistance de la vie a dépassé deux jours.

Excitabilité chimique. — Les muscles devenus inexcitables électriquement et mécaniquement peuvent encore conserver l'excitabilité à certains agents chimiques tels que le chloroforme, l'éther, l'ammoniaque. Le mode d'action de ces agents n'est pas encore connu, aussi ai-je cherché à l'étudier assez complètement. On sait que l'action prolongée des vapeurs de chloroforme sur le muscle y détermine un raccourcissement lent analogue à la rigidité. Le muscle parvenu à cet état ne revient pas sur lui-même et devient inexcitable. Mais c'est

là ce qu'on obtient en faisant agir le chloroforme pendant longtemps sur le muscle.

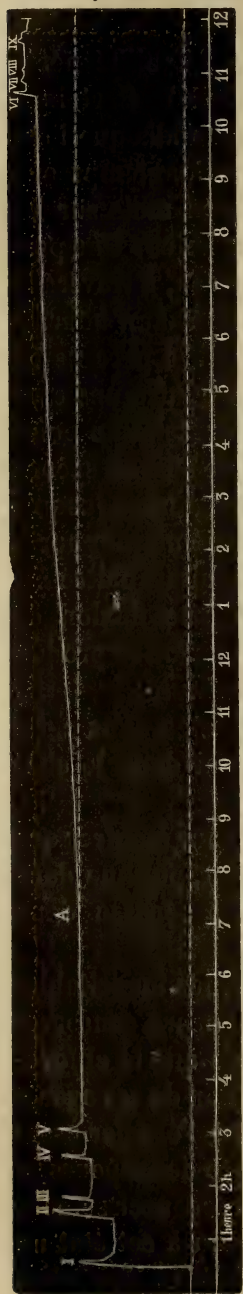


Fig. 4. — Action du chloroforme sur les muscles de la grenouille.

J'ai remarqué que la sensibilité du muscle au chloroforme va en augmentant après la mort et que cette sensibilité peut atteindre une telle intensité que le moindre contact avec les vapeurs de chloroforme détermine immédiatement une contraction énergique et beaucoup plus rapide que sur le muscle frais. J'ai pu ainsi, en faisant agir les vapeurs de chloroforme pendant un temps très court, obtenir des séries de contractions. Je cite une expérience.

Expérience IX. — Grenouille décapitée le 25 janvier à 2 heures.

Le 29 janvier, disparition de l'excitabilité électrique et mécanique.

Le 1er février à midi, la rigidité n'a pas encore apparu. On fait agir le chloroforme sur le gastrocnémien pendant deux ou trois secondes seulement, et on inscrit la contraction sur un cylindre faisant un tour en 24 heures. L'excitation est répétée quatre fois. On obtient cinq contractions de moins en moins intenses, avec retour du muscle sur lui-même (I, II, III, IV, V), une sixième excitation faite dans les mêmes conditions que les autres reste sans effet. On continue à inscrire la courbe du muscle. Il entre en rigidité pendant la nuit, à partir de 7 h. du soir, comme le montre le tracé (à partir de A).

Le lendemain, on excite de nouveau le muscle à plusieurs reprises. On obtient

trois contractions décroissantes d'intensité (VI, VII, VIII). Une quatrième excitation est sans effet. Au bout de 40 minutes, on excite de nouveau le muscle, et on obtient une faible contraction (IX, fig. 4).

Les faits suivants ressortent de cette expérience :

1° Le muscle normal excité par le chloroforme en vapeurs, après s'être contracté, peut revenir sur lui-même, incomplètement c'est vrai, mais en grande partie ;

2° Après ces excitations répétées par le chloroforme, le muscle a conservé la propriété d'entrer en rigidité ;

3° Il peut y avoir de nouvelles contractions après l'apparition de la rigidité.

Je ferai remarquer de plus que ces séries de contractions ont de l'analogie avec les tracés de la fatigue musculaire. Je crois qu'il s'agit là d'un phénomène d'excitation et non d'un phénomène de coagulation de la myosine par la vapeur de chloroforme, comme on l'admet généralement. J'ai répété très souvent, du reste, l'expérience suivante : Je faisais agir le chloroforme sur un muscle frais pendant le temps juste suffisant pour provoquer un fort raccourcissement ; et je constatais qu'après ce raccourcissement, le muscle avait conservé son excitabilité électrique, malgré la persistance du raccourcissement.

Il est curieux de remarquer aussi que la contraction du muscle se continue après que l'excitation a cessé, et qu'elle ne prend fin qu'au bout de quelques minutes, quelquefois un quart d'heure et une demi-heure !

Si ces contractions étaient dues à la coagulation des albuminoïdes par le chloroforme, on se demande pourquoi cette coagulation ne se produirait que dans les premiers temps de la rigidité, alors qu'il persiste *toujours* dans le muscle des albuminoïdes coagulables ! Je crois qu'il est plus exact de dire que le chloroforme agit en excitant le muscle, et qu'il y détermine une contraction de forme particulière.

J'ai dit plus haut que la sensibilité du muscle au chloro-

forme s'accroît après la mort. Il existe une période d'hy-

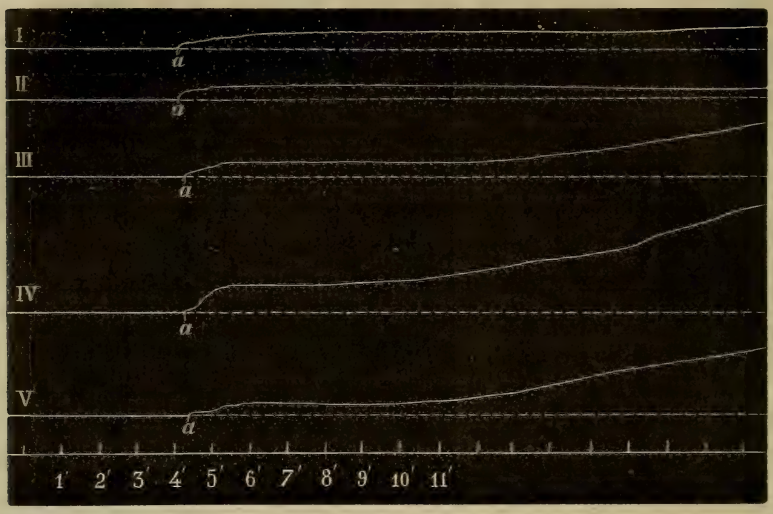


Fig. 5. — *a*, début de l'action du chloroforme.

I. Muscle frais. — II. Muscle d'une grenouille tuée depuis deux jours. — III. Muscle d'une grenouille tuée depuis quatre jours (encore excitable électriquement). — IV. Muscle d'une grenouille tuée depuis six jours (commençant à entrer en rigidité). — V. Muscle d'une grenouille tuée depuis huit jours (rigide depuis trois jours).

perexcitabilité, depuis le moment où l'excitabilité électrique

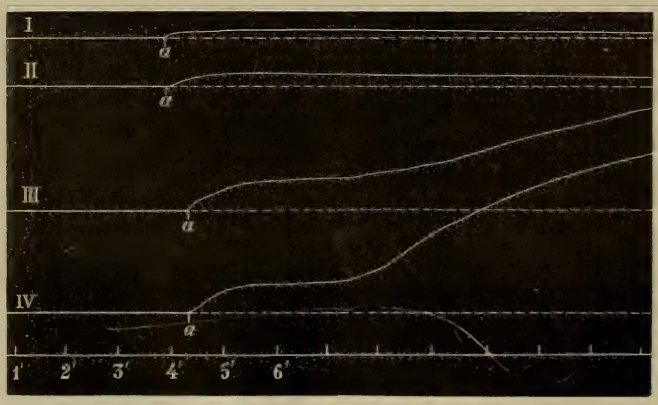


Fig. 6. — *a*, début de l'action du chloroforme.

I. Muscle frais. — II. Muscle d'une grenouille tuée depuis cinq jours (excitable électriquement). — III. Muscle d'une grenouille tuée depuis cinq jours (inexcitable électriquement depuis vingt-quatre heures). — IV. Muscle d'une grenouille tuée depuis six jours (muscle dans lequel la rigidité est commencée à peine).

décroît et va disparaître jusqu'à la rigidification complète du muscle. Il y a décroissance progressive à partir de ce moment.

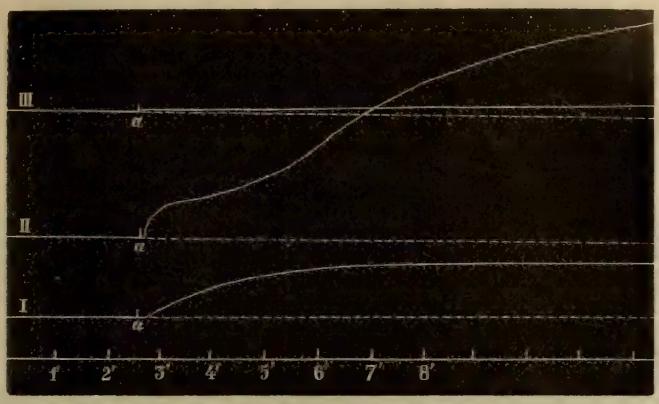


Fig. 7. — *a*, début de l'action du chloroforme.

I. Muscle frais. — II. Muscle inexcitable électriquement, sur le point d'entrer en rigidité. — III. Muscle rigide depuis deux jours.

Il n'est pas possible de démontrer ce fait sur un seul muscle, car l'action trop souvent répétée du chloroforme le tue, et les dernières contractions obtenues ne peuvent plus être

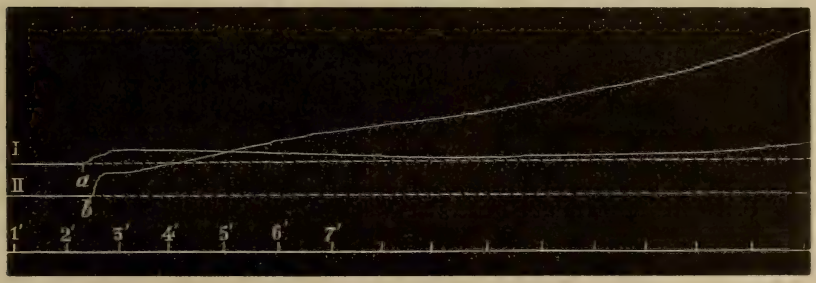


Fig. 8. — *ab*, début de l'action du chloroforme.

I. Muscle en repos. — II. Muscle fatigué.

comparées aux premières. Il faut s'adresser à des muscles différents. Voici comment j'ai réalisé l'expérience : On prend cinq grenouilles de même taille et de même espèce (*Rana temporaria*) et on les tue successivement à un jour d'intervalle. On a

ainsi des muscles dans toutes les périodes d'excitabilité, jusqu'au muscle complètement rigide. Le cinquième jour, on dispose cinq gastrocnémiens sur un myographe portant cinq leviers absolument comparables comme longueur, poids

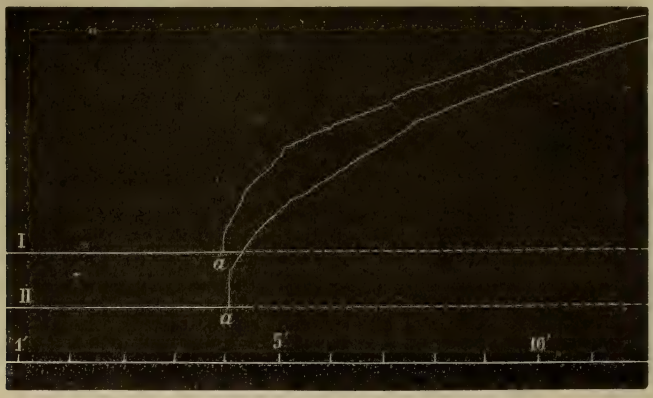


Fig. 9. — *a*, début de l'action du chloroforme.
I. Muscle en repos. — II. Muscle fatigué.

tenseur, etc. On recouvre les cinq muscles d'une cage en verre et on les excite par le chloroforme. L'excitation est ainsi identique comme durée et comme intensité pour tous les muscles. Les tracés obtenus dans ces conditions

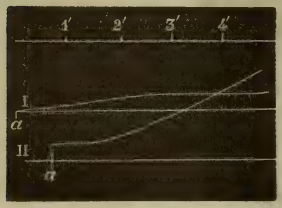


Fig. 10. — Ligature et fatigue.

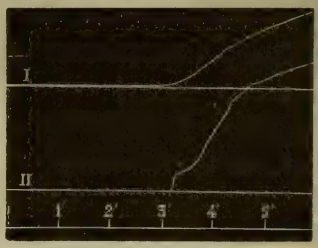


Fig. 11. — Ligature des vaisseaux.

a, début de l'action du chloroforme. — I. Muscle en repos et normal. — II. Muscle fatigué et dont les vaisseaux ont été ligaturés.

démontrent nettement le fait énoncé plus haut (fig. 5, 6, 7).

J'ai vu de même qu'un muscle fatigué devient plus sensible au chloroforme qu'un muscle en repos. La ligature des vaisseaux, le desséchement, etc., toutes les conditions de dépé-

rissement m'ont paru agir dans le même sens. J'ai fait ces dernières expériences en opérant sur les deux gastrocnémiens d'une même grenouille, tétanisant l'un et laissant l'autre au repos (fig. 8, 9, 10, 11).

J'ai répété les mêmes expériences avec l'ammoniaque qui, au contraire du chloroforme, est un dissolvant des albuminoïdes. J'ai obtenu de même des contractions des muscles rigides. Ces contractions s'affaiblissent à partir de la mort

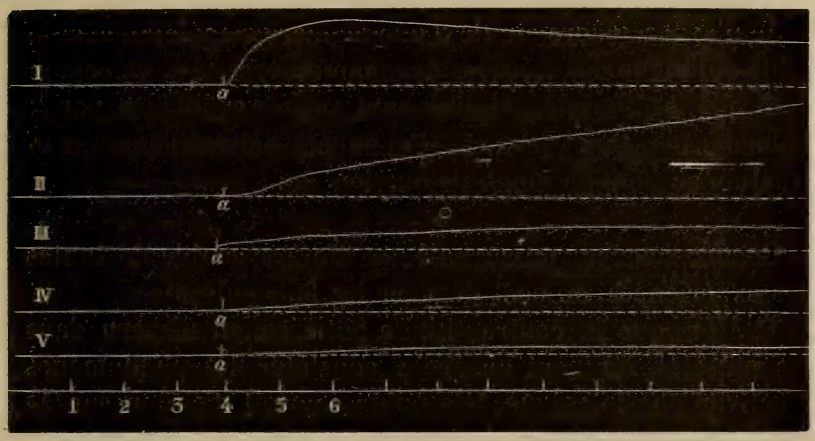


Fig. 12. — *a*, début de l'action de l'ammoniaque (vapeurs).

I. Muscle frais. — II. Muscle entrant en rigidité. — III. Muscle rigide depuis un jour. — IV. Muscle rigide depuis deux jours. — Muscle rigide depuis trois jours.

de l'animal, mais elles persistent encore plusieurs jours sur le muscle rigide (fig. 12).

Je n'ai pas vu de période d'hyperexcitabilité, et plutôt une diminution de sensibilité à cet agent par la fatigue.

Phénomènes électriques et calorifiques pendant la contraction. — J'ai étudié les phénomènes électriques et calorifiques qui se produisent pendant la contraction déterminée par l'action du chloroforme sur le muscle rigide.

Un gastrocnémien de grenouille est isolé et relié à un galvanomètre de Thomson ; le courant musculaire est recueilli par deux électrodes impolarisables de d'Arsonval. On constate

alors dans le muscle qui se contracte un courant de même sens que le courant d'action du muscle frais.

Si d'autre part on relie le galvanomètre à deux aiguilles thermo-électriques piquées, l'une dans un muscle rigide, l'autre dans un muscle tué par la chaleur, et qu'on fasse arriver sur ces muscles de la vapeur de chloroforme (qui doit être rigoureusement en équilibre de température avec l'air ambiant), on constate la production d'un courant indiquant un échauffement dans le muscle rigide.

Je n'ai pas encore étudié d'une manière complète l'excitabilité chimique des muscles des mammifères. J'ai vu cependant que les muscles rigides sont encore excitables par le chloroforme. Dans deux cas, j'ai encore déterminé une contraction au bout de vingt-six ou vingt-huit heures.

Conclusions du chapitre I. — De l'ensemble de toutes ces expériences, on peut dégager les faits suivants :

1° Alors que la contractilité a entièrement disparu dans les muscles, on peut encore y constater des phénomènes d'activité physiologique, tels qu'un courant d'action succédant à une excitation ;

2° Le muscle devenu complètement rigide, même depuis fort longtemps, peut conserver son excitabilité aux agents électriques, mécaniques et chimiques. Chez le cheval, ce fait est la règle ; on le remarque aussi presque toujours chez le chat et le chien. D'après Catherine Schipiloff (1), on observerait quelquefois une persistance de l'excitabilité mécanique pendant quelques minutes après le début de la rigidité. Je dirai que ce fait est plutôt la règle que l'exception chez les mammifères, à part le lapin, le cobaye, où la contractilité disparaît très rapidement et avant l'apparition de la rigidité, comme l'a vu C. Schipiloff. Je dirai de plus que, très souvent, ce n'est pas pendant quelques minutes, mais pendant des heures

(1) Catherine Schipiloff, *Recherches sur la nature et les causes de la rigidité cadavérique.* (*Rev. méd. de la Suisse romande*, 1889.)

qu'on peut observer la persistance de l'excitabilité dans les muscles. J'ai montré qu'on pouvait l'observer pendant plus de deux jours chez le fœtus;

3° Sans faire aucune hypothèse sur la nature de la rigidité cadavérique, on peut dire qu'elle n'est pas imcompatible avec la persistance de l'excitabilité dans les muscles; s'il est vrai que la rigidité est due à la coagulation des albuminoïdes du muscle, ce dernier peut néanmoins conserver ses propriétés vitales pendant un certain temps et malgré cette coagulation;

4° Les muscles rigides peuvent rester excitables et très longtemps à certains agents tels que le chloroforme et l'ammoniaque. Ce fait est en contradiction avec les observations de Catherine Schipiloff (1), qui dit que le chloroforme n'exerce pas la moindre action sur les muscles qui ont perdu l'excitabilité mécanique. Mais cet auteur a fait ses expériences à l'aide d'un procédé qui manque de sensibilité. Ces recherches doivent, en effet, être faites à l'aide de la méthode graphique si l'on veut qu'elles donnent des indications précises.

CHAPITRE II

SUR LES CONDITIONS DANS LESQUELLES SE PRODUIT LE PHÉNOMÈNE DE LA RIGIDITÉ CADAVÉRIQUE.

Je ne m'étendrai pas sur l'historique de cette question; il est donné dans tous les traités de physiologie. Je ne ferai que citer en passant les travaux de Louis, Nysten, Sommer. J'arrive directement aux deux théories qu'on a données pour expliquer le phénomène de la rigidité cadavérique. Brown-Séquard, dans toute une série de travaux, cherche à montrer que l'état de rigidité est dû à une contraction musculaire permanente, que les muscles rigides sont doués de vie jus-

(1) Catherine Schipiloff, *Étude sur la contractilité des muscles striés.* (*Rev. méd. de la Suisse romande*, 1894.)

qu'au moment où la putréfaction s'en empare, et que la rigidité n'est pas due, « même en partie », à la coagulation des matières albuminoïdes (1). D'autre part, Kühne (2), dans ses recherches sur la coagulation du plasma musculaire, attribue la rigidité cadavérique à la coagulation des albuminoïdes du muscle. Nous sommes ainsi en présence de deux théories, l'une faisant de la rigidité un phénomène purement physiologique, l'autre l'attribuant à un phénomène purement chimique. Sans vouloir prendre parti pour l'une plutôt que pour l'autre, j'ai recherché les conditions, très mal connues, dans lesquelles se produit le phénomène; j'ai déjà montré dans le chapitre précédent, qu'il n'est pas incompatible avec la persistance de l'excitabilité dans les muscles et même dans les nerfs.

J'examinerai successivement les points suivants :

1° La rigidité est-elle un phénomène général?

2° A quel moment apparaît-elle après la mort?

3° Durée de la période de développement et de la période d'état de la rigidité. Influence du travail, de l'inanition.

4° Signification des mouvements spontanés d'élongation et de raccourcissement des muscles rigides.

5° Action du système nerveux sur la production de la rigidité.

6° Certaines substances qui sont utilisées dans le travail musculaire varient-elles pendant l'état de rigidité?

7° Causes de la disparition de la rigidité.

(1) Brown-Séquard, *Gaz. méd., Paris*, nos 17, 24, 27; 1851.
— — no 39, 1851.
— — no 42, 1857.
— *Journ. de la physiologie*, t. I, 1858.
— — — t. II, 1859.
— *C. R.*, t. CIII, 1886.
— *C. R.*, t. CV, p. 556, 1887.
— *Arch. de physiologie*, 1889, p. 675.
— — 1889, p. 726.
— — 1890, p. 628.
— — 1892, p. 119.

(2) Kühne, *Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität.* Leipzig, 1864.

La rigidité est un phénomène général chez les animaux. — L'immense majorité des observateurs l'ont toujours vue se produire chez tous les animaux. Cependant, Bichat dit que la rigidité manque après la mort par asphyxie; John Hunter, qu'elle manque également après la mort par fulguration; il est de plus admis généralement que le fœtus ne devient pas rigide. Cependant, Mende (1) dit que la rigidité ne manque chez le fœtus humain qu'avant le septième mois. Dans les observations que j'ai faites, j'ai toujours vu les fœtus du chat et du chien devenir rigides. J'en ai examiné de diverses longueurs, depuis 3 centimètres jusqu'à 7 et 8. J'ai montré précédemment que la rigidité apparaît tardivement lorsque le fœtus a été refroidi après son extraction du corps de la mère, mais que cette rigidité se produit toujours, que le fœtus soit encore inclus dans l'amnios ou qu'il en soit extrait.

A une époque rapprochée de la naissance, la rigidité devient considérable et il est impossible de la méconnaître. Chez les fœtus moins âgés, elle est moins nette, à cause du faible développement du système musculaire et de la moindre résistance des os. Il est certain qu'on se trouve là dans des conditions défavorables à l'observation du phénomène, et que si la rigidité est plus faible, c'est surtout parce que les os sont cartilagineux et n'offrent pas une résistance suffisante à la rétraction des muscles. Malgré cela le phénomène est encore très net; les membres ne peuvent pas être mis dans une position quelconque. Sitôt qu'on les déplace de leur position, ils la reprennent instantanément, comme le ferait un ressort. Il y a de plus une certaine résistance au déplacement qui n'existe pas dans le fœtus non rigide.

Quant aux animaux tués par asphyxie, ils deviennent toujours rigides, sans exception; ils le deviennent souvent plus vite que les animaux tués d'une autre manière, et la rigidité peut y acquérir une intensité plus considérable.

(1) Mende, *Handb. d. gericht, Med.*, II S. 278; III S. 405. Leipzig, 1819.

Dans la mort par fulguration, la rigidité apparaîtrait et disparaîtrait rapidement, d'après Brown-Séquard, et ce serait pour cette raison qu'on l'a méconnue. Elle a été du reste constatée chez des individus fulgurés (Tourdes).

En résumé, on peut dire en général que la rigidité apparaît chez tous les animaux ; on ne connaît jusqu'ici aucune condition dans laquelle elle ne se produise pas.

Époque de l'apparition de la rigidité. — Lorsqu'on tue un animal en pleine santé, la rigidité des membres et des mâchoires ne devient perceptible à la main qu'au bout d'un certain temps, variable de une heure à trois heures en général, chez le chien et le chat. Aussi est-il admis par tous les physiologistes que, chez les mammifères, la rigidité *débute* un certain temps après la mort, de une heure à trois dans la grande majorité des cas. Ce fait n'est pas exact ; la méthode graphique, appliquée à ces recherches, montre que le phénomène se passe d'une autre manière. Des expériences ont déjà été faites par cette méthode par Schläfer et Walker (1). Ces auteurs ont trouvé que la rigidité commence, chez la grenouille, trois heures à quatre heures et demie après disparition de l'excitabilité dans le muscle, et qu'elle s'établit complètement en cinq ou sept heures à partir de ce moment. Ces faits sont exacts et j'ai obtenu les mêmes résultats chez la grenouille. Mais il n'en est pas ainsi chez les mammifères. En effet, chez ces derniers, la rigidité commence à se produire immédiatement après la mort. Je me suis servi du chien et du chat pour inscrire ces phénomènes. Aussitôt que l'animal est mort, un membre postérieur est fixé solidement en plusieurs points, cuisse, genou, pied. Cette fixation doit être absolue, afin d'éviter que les mouvements des autres muscles retentissent sur le myographe et viennent modifier la courbe.

Le tendon du gastrocnémien est ensuite détaché et relié au myographe. Le tracé est pris sur un cylindre faisant

(1) Cités par Hermann, *Handbuch der Physiologie der Bewegungsapparate*, I, p. 144.

un tour en vingt-quatre heures. Les tracés obtenus (fig. 13 et 14), montrent que la rétraction du muscle commence aussitôt que le tendon est relié au myographe. Quant au temps qui s'écoule jusqu'à la rétraction complète du muscle,

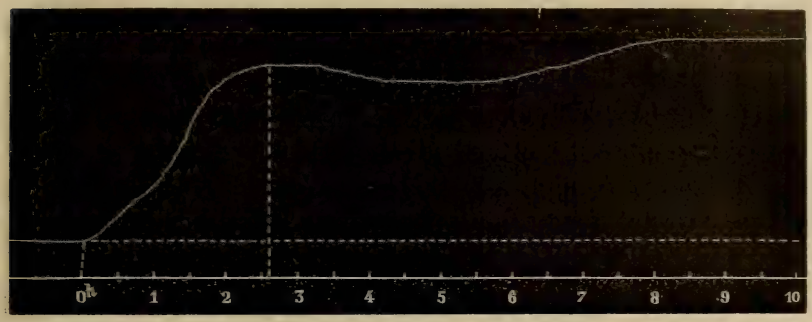


Fig. 13. — 3 novembre 1894. — Chien normal, mort par section du bulbe. Inscription commencée cinq minutes après la mort.

il est variable avec l'état de l'animal au moment de la mort, avec le genre de mort, avec la température extérieure. L'influence de ces conditions sur la rigidité apparente des muscles a été déjà bien étudiée et je n'insisterai pas davantage sur ce point.

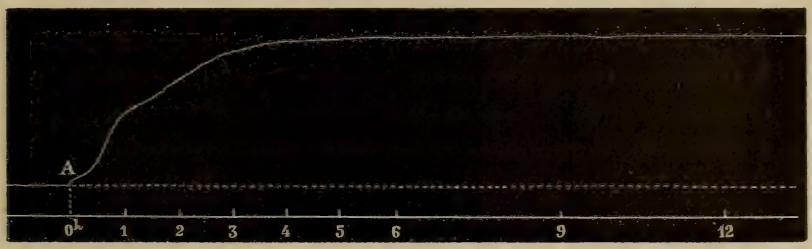


Fig. 14. — 7 août 1894. — Chat empoisonné par la vératrine. Inscription commencée en A, 10 minutes après la mort. (Durée du raccourcissement, un peu plus de 3 heures et demie.)

Ce qui nous intéresse plus particulièrement est de savoir quelles sont les relations qui existent entre la durée de l'excitabilité du muscle après la mort, et la durée de l'état de rigidité. Brown-Séquard a fait voir que l'excitabilité musculaire et la rigidité persistent beaucoup plus longtemps chez les in-

dividus morts subitement que chez les individus morts après de longues maladies. Il a montré que la rigidité est d'autant plus durable que l'excitabilité est plus considérable au moment de la mort. Il est certain que ce rapport existe, mais il y a là deux faits, reconnaissant peut-être la même cause, mais ne pouvant pas s'expliquer l'un par l'autre ; la longue durée de l'excitabilité du muscle après la mort ne nous dit pas pourquoi la rigidité est plus prolongée. Prenons comme exemple un animal mort après une grande fatigue ; nous voyons l'excitabilité disparaître rapidement et la rigidité apparaître avec rapidité. La cause de ces deux faits est ici bien connue : c'est le travail musculaire. Mais quel est le mécanisme de ce phénomène ? Il est aussi obscur que celui de la fatigue musculaire. On a dit qu'il résulte de l'action, sur le muscle, d'un sang pauvre en oxygène, riche en acide carbonique et en produits de désassimilation. Ainsi, à l'appui de cette hypothèse, M. Ch. Richet fait l'expérience suivante (1) : il coupe le sciatique d'un lapin et tétanise l'animal, puis il le tue. Il voit alors la patte dont le sciatique a été coupé, devenir presque aussi vite rigide que l'autre, bien qu'elle ait échappé aux convulsions des autres membres. A cette expérience, je ferai l'objection suivante : La section seule du sciatique est insuffisante pour énerver la patte. La masse des adducteurs (2 adducteurs et droit interne) est innervée par le nerf obturateur. Le nerf fessier supérieur innerve le muscle tenseur du fascia lata ; le triceps fémoral est innervé par le nerf crural. Tous ces muscles participent donc aux contractions générales du corps, malgré la section du sciatique.

J'ai répété cette expérience sur le chien, mais en sectionnant les trois nerfs : sciatique, crural et obturateur. L'animal est tétanisé par la strychnine. On lui fait la respiration artificielle pour prolonger la durée du tétanos, puis on le tue par la section du bulbe. Dans ces conditions on voit le membre

(1) Ch. Richet, *Physiologie des nerfs et des muscles*. Paris, 1882.

énervé devenir rigide beaucoup plus tard que l'autre. Ainsi, dans une expérience, la rigidité a commencé à être apparente dans le membre énervé au bout de deux heures et demie, tandis que dans l'autre, elle était complète au bout de deux heures et quart. Elle n'a atteint son maximum d'intensité dans le membre énervé qu'au bout de quatre heures. — Les mêmes résultats avaient déjà été obtenus, du reste, par Brown-Séquard.

Il est bien probable que, si les produits excrémentitiels formés dans le muscle entrent en cause dans le cas de rigidification rapide après la mort, ce n'est que pour une bien faible partie.

Chez les animaux morts d'inanition, ou tués après une inanition prolongée, la rigidité cadavérique survient brusquement et disparaît rapidement, et cela d'une manière d'autant plus accentuée que l'inanition a duré plus longtemps. Le tableau suivant est un résumé de quelques observations relatives à ce sujet :

DATES	ESPÈCE	GENRE DE MORT	DURÉE du développement de la rigidité.	DURÉE de l'état de rigidité.	DURÉE de l'inanition.
30 mai 1894.	Chien.	Tué par le chloroforme.	2 h. 1/2	72 heures	21 jours.
21 juin —	—	Tué par section du bulbe.	2 heures.	5 —	38 —
24 juin —	Chat.	Tué par le gaz d'éclairage.	1 —	8 —	24 —
25 juin —	—	Mort d'inanition.	1 —	32 —	56 —
16 juil. —	—	—	2 h. 1/2	37 —	36 —
13 déc. —	—	—	1/2 heure	5 jours	22 —
14 janv. 1895.	—	—	1/2 —	4 —	26 —
5 fév. —	—	—	1 h. 1/4	10 —	13 —

On peut comparer ces chiffres à ceux du tableau suivant, résumant des observations faites sur des animaux tués dans leur état normal :

DATES	ESPÈCE	GENRE DE MORT	DURÉE du développement de la rigidité.	DURÉE de l'état de rigidité.
24 juin 1894...	Chat.	Section du bulbe.....	2 h. 40	11 jours.
8 juill. — ...	—	—	3 h. 1/2	9 —
11 janv. 1895...	—	Tué par le gaz d'éclairage.	Id.	17 —
12 févr. — ...	—	— —	3 h.	15 —
2 août 1894...	—	Section du bulbe.....	3 h. 25	17 —
17 déc. — ...	Chien.	—	4 h. 20	23 —
29 nov. — ...	—	Hémorragie.....	3 h. 1/4	18 —

Ainsi, nous voyons l'inanition avoir la même action que le travail sur la durée de la rigidité et sur la rapidité de son développement. La rigidité des animaux morts d'inanition est beaucoup moins intense que celle des animaux tués dans leur état normal et la rétraction des muscles est moins considérable.

D'autre part, Brown-Séquard a montré que si, chez un animal, on fait cesser la rigidité, on constate le lendemain qu'elle a réapparu. Ce fait est exact, tout au moins dans les premiers jours de la rigidité ; chez les animaux morts d'inanition, je n'ai jamais vu cette réapparition se produire.

En résumé, nous arrivons à un résultat analogue (apparition rapide et courte durée de l'état de rigidité) par deux procédés différents : travail et inanition. Je me suis demandé si ces deux causes n'agissent pas sur le muscle de la même manière, en le privant de certaines substances propres à entretenir la vie, ou à fournir du travail ; je veux parler des hydrocarbonés du muscle, graisse et glycogène. Suivant cette hypothèse, la rigidité durerait d'autant moins que le muscle contiendrait moins de glycogène, c'est-à-dire que cette substance devrait diminuer dans les muscles après la mort. Si, d'autre part, l'état de rigidité est un état de contraction, un état d'activité du muscle, cette diminution du glycogène doit sûrement être observée, d'après ce que nous savons actuellement à ce sujet relativement aux muscles encore excitables. C'est ce qui m'a amené à faire le dosage de la matière glycogène dans les muscles rigides.

Dosage de la matière glycogène dans les muscles rigides. — D'après Nasse (1), le glycogène disparaît rapidement des muscles après la mort. Ce physiologiste n'en retrouve plus que 25 p. 100 après la mort. Au contraire, d'après Bœhm (2), les muscles rigides contiennent autant de glycogène que les muscles frais ; cet auteur dit que, toutes les fois qu'on a observé une diminution, il y a eu des phénomènes de putréfaction dans les muscles.

D'après A. Gautier (3) le glycogène disparaît totalement des muscles conservés à l'abri de la putréfaction. Cet auteur se sert dans ses expériences de viande de bœuf extraite sans aucune précaution d'asepsie ; cette viande, refroidie pendant son transport au laboratoire, est plongée dans une solution d'acide cyanhydrique à 0,5 p. 100, « destinée à enlever les microbes superficiels ». Je crois cette immersion dans une solution d'acide cyanhydrique tout à fait insuffisante pour empêcher une putréfaction. Du reste, les raisons suivantes montreront que, dans les expériences de M. A. Gautier, il y a eu des phénomènes de putréfaction. En effet, il trouve dans les gaz dégagés par le muscle, de l'azote et de l'hydrogène. Or, ces gaz ne se produisent que dans des muscles putréfiés ; un muscle totalement exempt de microbes ne dégage jamais que de l'acide carbonique ; du reste, le dégagement d'hydrogène observé par M. Gautier se produit à partir du troisième jour, moment où, en général, la putréfaction commence à se manifester nettement. On se demande pourquoi, si ce dégagement d'hydrogène caractérisait certains phénomènes de vie dans le muscle, il ne se produirait pas dès le premier jour (4).

(1) O. Nasse, *Arch. f. d. ges. Physiol.*, II, p. 97, 1869, et XIV, p. 473, 1877.

(2) Bœhm, *Ueber das Verhalten des Glycogens und der Milchsaure im Muskelfleisch.* (*Arch. de Pflüger*, t. XXIII, 1883.)

(3) A. Gautier, *Le fonctionnement anaérobie des tissus animaux.* (*Arch. de Phys.*, 1893.)

(4) J'ai démontré, du reste, par des expériences communiquées au récent congrès scientifique de Bordeaux (1895), que les muscles ne dégagent jamais ni azote ni hydrogène lorsqu'ils sont mis à l'abri des germes de l'air.

Dans mes expériences, je me suis placé dans des conditions où la putréfaction ne peut pas se produire, et en laissant les muscles dans la situation qui est la plus favorable à la disparition du glycogène, si celle-ci doit se produire ; c'est-à-dire en laissant les muscles dans le corps de l'animal et les retirant au moment de s'en servir. Je montrerai en effet, plus loin, que tant qu'un muscle est rigide, il ne contient pas de microbes. Voici le procédé que j'ai employé pour mes dosages de glycogène :

Les muscles extraits du corps sont aussitôt hachés en très fins morceaux et soumis à l'ébullition avec de l'eau distillée, puis exprimés à la presse. On fait rapidement sécher le résidu à l'étuve, puis on le réduit en poudre fine. Cette poudre est de nouveau épuisée par l'eau bouillante, puis exprimée. Les extraits réunis sont additionnés de salive et de 2 p. 100 d'acide cyanhydrique, puis portés pendant six heures à l'étuve à 30°. Ensuite on chasse l'acide cyanhydrique, on additionne le bouillon de sulfate de soude et d'acide acétique, et on porte le tout à l'ébullition. On filtre, et dans la liqueur ainsi obtenue on dose la glycose par la liqueur de Fehling. Voici les résultats obtenus dans plusieurs expériences (1) :

ESPÈCE		GLYCOGÈNE pour 100 gr. de muscle.
Chat	Aussitôt après la mort	0gr,33
	2 jours —	0gr,34
Chat	Aussitôt après la mort	0gr,62
	2 jours —	0gr,64
Chat	Aussitôt après la mort	0gr,42
	2 jours —	0gr,41
Chat	Aussitôt après la mort	0gr,44
	2 jours —	0gr,45
Chien	Aussitôt après la mort	0gr,31
	3 jours —	0gr,30
Chat	Aussitôt après la mort	0gr,36
	4 jours —	0gr,36

(1) Le dosage est fait sur un muscle aussitôt après la mort de l'animal, puis il est répété, plusieurs jours après, sur le muscle similaire de l'autre membre.

Ainsi donc, la quantité de glycogène reste invariable dans les muscles après la mort. Ce fait rend fort invraisemblable l'hypothèse d'après laquelle le muscle rigide serait un muscle en état d'activité.

Mouvements spontanés d'élongation et de raccourcissement des muscles rigides. — Dans plusieurs mémoires cités au commencement de ce chapitre, Brown-Séquard a décrit dans les muscles rigides des mouvements spontanés d'élongation et de raccourcissement qui, d'après lui, seraient des modifications actives des muscles et seraient des indices de persistance de la vie. On verra, dans le paragraphe suivant, que, chez les animaux morts d'inanition, la rigidité disparaît dans les muscles avant que la putréfaction y ait fait son apparition. Ce fait m'a conduit à penser que, si l'on empêchait la putréfaction de se produire dans un muscle, on verrait la rigidité cesser au bout d'un certain temps dans ce dernier. J'ai fait dans ce but des expériences qui m'ont amené à certaines considérations sur les mouvements spontanés d'élongation et de raccourcissement.

Voici la description de l'une des expériences en question :

Expérience. — Un muscle de l'avant-bras du chat, le grand palmaire, est extrait aseptiquement, puis suspendu dans un tube stérilisé A (fig. 15) fermé par deux bouchons de caoutchouc B et C. Le bouchon B est traversé par un tube de verre D effilé à son extrémité et portant un anneau de cuivre E auquel est soudée une tige en argent F recourbée en crochet. Dans l'intérieur du tube D est placée une mèche de coton dont une portion est tassée à la partie inférieure du tube pour empêcher l'écoulement trop rapide de l'eau placée dans l'intérieur de ce dernier. Un autre tube H empêche la pénétration des germes de l'air dans l'eau placée en J. Le muscle suspendu, au crochet F, est relié à un fil métallique très fin K, passant dans l'intérieur du tube T, et qui est en relation lui-même avec un levier multiplicateur I, coudé à angle droit. Ce levier, en relation avec le myographe M, est soudé à un axe horizontal Q, très mobile sur les 2 pièces L et P, fixées à la planchette N. Les mouvements du muscle sont ins-

crits sur un cylindre faisant un tour en 8 jours. On adapte au tube T un tampon de coton R solidement fixé et à travers lequel passe le fil K sans être gêné dans ses mouvements.

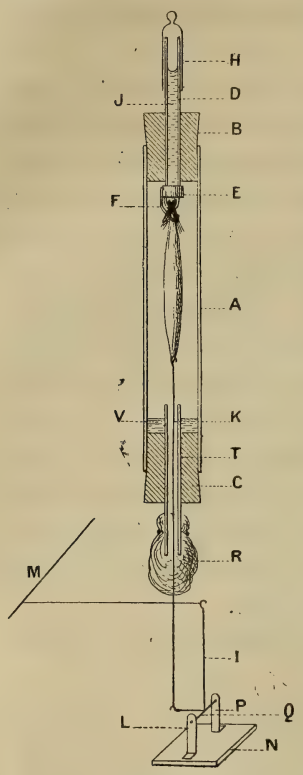


Fig. 15.

Tout l'appareil ainsi constitué est stérilisé avant l'expérience, le tube A étant fermé par les 2 bouchons B et C. Le muscle étant extrait aseptiquement est ensuite rapidement fixé au crochet F et au fil K, puis le tube D rempli d'eau salée stérilisée à 7,5 p. 1000 ; de l'eau est mise à la partie inférieure du tube A, en V ; les fils de la mèche de coton viennent s'appliquer à la partie supérieure du muscle et le maintiennent constamment humide. En outre, l'eau placée en V sature continuellement d'humidité l'atmosphère du muscle. Par ce procédé, j'ai pu conserver des muscles pendant plusieurs mois sans qu'ils présentent de traces de putréfaction ou de dessiccation. Sur ces muscles, j'ai enregistré des mouvements spontanés d'élongation et de raccourcissement plusieurs mois après leur extraction du corps. Le tracé qui suit (fig. 16) a été pris à partir du soixante-douzième jour d'expérience.

J'ai reconnu que ces mouvements sont uniquement dus à des

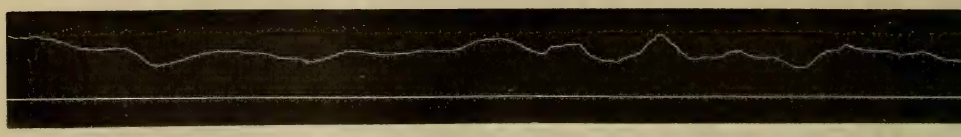


Fig. 16.

modifications hygrométriques de l'air environnant le muscle, bien que cet air paraisse constamment saturé de vapeur d'eau. Je n'ai réussi à supprimer ces mouvements qu'en déterminant à la sur-

face du muscle un écoulement d'eau très lent, mais continu ; ils réapparaissent aussitôt que l'écoulement cesse et qu'on se contente de maintenir le muscle humide. Le tracé suivant (fig. 17) montre le fait avec toute netteté.

Fig. 17. — Mouvements d'élongation et le raccourcissement d'un muscle extrait du corps, et mis dans une atmosphère saturée d'humidité. — En AB, CD, EF, GH, un courant d'eau, extrêmement lent, coule à la surface du muscle. Dans les autres parties, le muscle est simplement en contact avec l'air saturé d'humidité.

En somme, le muscle est un corps extrêmement sensible aux variations hygrométriques; aussi, bien que Brown-Séquard ait prétendu le contraire, il faut se demander si les courbes qu'a obtenues ce physiologiste ne sont pas dues simplement à cette cause.

Je dirai en terminant que je n'ai pas atteint le but que je me proposais dans ces expériences. Les muscles ont toujours paru rester continuellement en rigidité dans mon appareil. Mais la disparition de la rigidité est peut-être masquée par les mouvements décrits plus haut, et il est nécessaire que ces expériences soient reprises en évitant toute modification hygrométrique dans l'appareil. C'est un résultat que je n'ai encore pas pu obtenir.

Cause de la disparition de la rigidité cadavérique. — Il est admis que la putréfaction est la cause de la disparition de la rigidité. J'ai voulu voir si des muscles étant mis dans des conditions défavorables à la putréfaction, ils ne cesseraient pas d'être rigides avant que les microbes y aient fait leur apparition. Pour ces recherches, je me suis servi d'animaux morts d'inanition ou tués après une inanition prolongée. J'ai pensé que, chez ces animaux où la rigidité est toujours de courte durée, j'avais plus de chances d'observer le fait que je cherchais. Les animaux étaient placés dans un lieu très frais (glacière du laboratoire) aussitôt après la mort.

Chaque jour, avant et après la disparition de la rigidité, je faisais des cultures dans du bouillon, de fragments des muscles de l'animal, jusqu'au moment où ces cultures se développaient. Par ce procédé et chez les animaux placés dans de telles conditions, j'ai vu :

1° Qu'il n'y a jamais de microbes dans les muscles rigides (chez un animal qui n'est pas mort de maladie infectieuse);

2° Qu'il n'y a jamais de microbes dans les muscles au moment où la rigidité disparaît, et qu'il s'écoule un certain temps, souvent fort long, entre la disparition de la rigidité et la pullulation microbienne.

Ces faits sont mis en évidence par les expériences suivantes :

Expérience I. 30 mai 1894. — Chien en inanition depuis 21 jours; on le tue à 9 h. par inhalations de chloroforme. Il est totalement rigide à 11 h. 1/2. La rigidité dure environ 72 h. et disparaît le 2 juin à 10 h. du matin. Les microbes ont fait leur apparition dans les muscles le 4 juin, c'est-à-dire environ 48 h. après la disparition de la rigidité.

Expérience II. 25 juin 1894. — Chat mort à 8 h. du matin après 56 jours d'inanition ; rigidité complète à 9 h., disparue le 26 juin à 5 h. du soir. Les cultures des muscles n'y ont décelé la présence de microbes qu'à partir du 29 juin à 5 h. du soir, c'est-à-dire 3 jours après la disparition de la rigidité.

Expérience III. 24 juin 1894. — Chat en inanition depuis 24 jours, tué à 9 h. par le gaz d'éclairage ; il est complètement rigide à dix heures ; la rigidité cesse à 6 h. du soir. Les microbes font leur apparition dans les muscles le 28 juin, à 6 h., c'est-à-dire environ 4 jours après la disparition de la rigidité.

Expérience IV. 21 juin 1894. — Chien en inanition depuis 38 jours, tué à 10 h. par section du bulbe. La rigidité est complète à midi et cesse à 5 h. Les cultures des muscles restent stériles jusqu'au 25 juin, 4 jours après la disparition de la rigidité.

Expérience V. 16 juillet 1894. — Chat en inanition depuis 35 jours ; mort pendant la nuit, du 15 au 16 juillet. La rigidité constatée à 8 h. remontait à plusieurs heures ; elle a cessé le

17 juillet à 6 h. du soir; je n'ai trouvé des microbes dans les muscles qu'à partir du 21 juillet, c'est-à-dire 5 jours après.

Ainsi, d'après ces expériences, le muscle peut cesser d'être rigide sans que la putréfaction intervienne. Je ne prétends pas qu'on ne puisse jamais trouver de microbes dans les muscles pendant la rigidité, mais le fait que j'ai constaté me permet de conclure que la putréfaction, quand même elle existe, n'est pas la véritable cause qui fait cesser la rigidité. Cette cause réside dans le muscle lui-même et non dans une cause extérieure.

On a dit aussi que la rigidité cesse par dissolution des albuminoïdes par les acides formés dans le muscle.

Je dirai d'abord qu'il n'y a pas d'acide libre dans le muscle, ou qu'il n'y en a qu'une si faible quantité (acide lactique) qu'elle est négligeable au point de vue qui nous occupe.

Je dirai d'autre part que les expériences que je viens de décrire montrent aussi que les acides ne jouent aucun rôle dans la disparition de la rigidité. On sait, en effet, que les muscles des animaux soumis à l'inanition restent alcalins après la mort (Cl. Bernard); la rigidité a donc cessé, dans mes expériences, sans que la putréfaction ou un acide interviennent.

Action du système nerveux sur la rigidité cadavérique. — Plusieurs auteurs ont cherché à démontrer que le système nerveux exerce une influence sur la durée du développement de la rigidité. Les premières recherches dans ce sens furent faites par Munk (1), qui conclut de ses expériences qu'un muscle dont le nerf a été coupé près de sa terminaison, conserve plus longtemps son excitabilité et se rigidifie plus tard qu'un muscle dont une longue portion de nerf a été conservée; ces conclusions ont été infirmées par Hermann et ses élèves (2), Bleuler et Karl Lehmann.

(1) Munk, *Ueber die Abhängigkeit des Absterbens der Muskeln von der Länge ihrer Nerven.* (*Arch. f. Physiol.*, 1880.)

(2) Bleuler et Karl Lehmann, *Pflüger's Archiv.*, 1878.

Je n'ai pas répété ces recherches sur la grenouille comme les auteurs précédents, car j'ai vu qu'elles ne peuvent avoir aucune signification. En effet, dans les nombreuses expériences que j'ai faites sur la rigidité des muscles de la grenouille, j'ai presque toujours remarqué que, dans les muscles intacts, la rigidité apparaît plus tôt d'un côté du corps que de l'autre.

La question a été reprise par Eiselberg (1) sur les mammifères et les oiseaux; il confirme les expériences de Munk, et dit qu'un muscle se rigidifie plus tard lorsque son nerf a été coupé.

J'ai répété ces expériences. Sur un grand nombre de chiens, j'ai sectionné la totalité du plexus brachial, immédiatement après la mort. Je n'ai jamais pu constater la moindre différence entre la rigidité des deux membres. Du reste, on ne voit guère l'influence que pourrait avoir la section du nerf sur le muscle, si l'on se rappelle que la tonicité de la moelle disparaît, chez les mammifères, une à deux minutes après le dernier battement du cœur. En face de cette mort rapide des centres nerveux, il est impossible d'admettre que la section ou l'intégrité du nerf, chez les mammifères du moins, puisse avoir une action quelconque sur la rigidité.

D'autres auteurs, Max Bierfreund (2), Gendre (3), ont dit que le système nerveux central exerce une influence sur la durée du développement de la rigidité. Je répéterai que ces faits ne sont pas plus admissibles que les précédents. Certaines expériences, comme celles de Bierfreund, qui ont été faites sur l'animal encore vivant, n'ont pas la signification que leur auteur leur a attribuée. Les différences observées résultent d'une modification apportée dans le muscle, pendant la vie, sous l'influence d'une section ou hémisection de

(1) Eiselberg, *Zur Lehre der Todtenstarre.* (*Pflüger's Arch.*, t. XXIV.)

(2) Max Bierfreund, *Untersuchungen über die Todtenstarre.* (*Pflüger's Arch.* t. XLIII, p. 195.)

(3) A. Gendre, *Ueber den Einfluss der Centralnervensystems auf die Todtenstarre.* (*Pflüger's Archiv.*, t. XXXV, 1884.)

la moelle. Pour qu'une expérience de cette nature soit concluante, il est indispensable de la faire après la mort. Or, la section ou hémisection de la moelle, faite après la mort, n'a aucune action sur la rigidité des membres, et ne peut en avoir aucune, pour les raisons que j'ai données plus haut. C'est du moins le résultat de mes expériences.

Conclusions du chapitre II. — De l'ensemble des faits exposés dans ce chapitre, je tirerai les conclusions suivantes :

1° La rigidité cadavérique est un phénomène général ; elle survient aussi bien chez le fœtus que chez l'adulte ;

2° La rétraction des muscles commence immédiatement après la mort ;

3° La matière glycogène n'est pas utilisée par les muscles rigides ;

4° L'inanition, comme le travail poussé à la fatigue, accélère l'apparition de la rigidité et en diminue la durée ; mais tandis que cette dernière est souvent plus considérable qu'à l'ordinaire chez les animaux fatigués, elle devient beaucoup plus faible chez les animaux morts d'inanition ;

5° La putréfaction n'est pas la cause qui fait cesser la rigidité cadavérique. Cette cause réside dans le muscle lui-même ;

6° Les mouvements d'élongation ou de raccourcissement spontanés des muscles rigides, observés par Brown-Séquard, sont peut-être dus à des phénomènes purement physiques et ne peuvent être considérés comme une manifestation vitale de ces muscles ; l'absence de toute diminution dans la proportion du glycogène des muscles est incompatible avec cette opinion aussi bien qu'avec celle qui fait de la rigidité cadavérique une contraction musculaire ;

7° Le système nerveux, central ou périphérique, n'exerce aucune action sur la durée du développement de la rigidité.

CHAPITRE III

ÉCHANGES GAZEUX DES MUSCLES EXTRAITS DU CORPS.

C'est Krimer le premier qui observa la production d'acide carbonique par les muscles isolés du corps (1); ce fait fut confirmé par Du Bois-Reymond (cité par Leibig). Les premiers travaux importants sur la question sont de Leibig (2) et de Valentin (3). Ces deux auteurs n'étudièrent les échanges gazeux des muscles qu'à l'état de repos. Matteucci le premier (4) montra que pendant le travail le muscle isolé du corps et placé dans l'air, dégage plus d'acide carbonique et absorbe plus d'oxygène qu'à l'état de repos. Toutes ces expériences sont enfin reprises par Hermann (5). Cet auteur accuse la putréfaction d'être la seule cause des échanges gazeux du muscle. Il conclut de ses recherches que l'oxygène n'exerce aucune action sur le muscle et que ce gaz est absorbé par les microbes qui se développent à sa surface. Il confirme l'exactitude des observations des auteurs précédemment cités, mais il leur donne une signification différente. Il confirme une hypothèse émise antérieurement par Du Bois-Reymond (6) : Si, pendant la contraction, la quantité d'oxygène absorbée augmente, c'est parce que le mouvement incessant du muscle met constamment sa surface en contact avec de nouvelles couches d'air. Danilewsky (7) donne plus tard une nouvelle confirmation de cette hypothèse.

(1) Krimer, *Physiologische Untersuchungen*. Leipzig, 1820.

(2) G. Liebig, *Ueber die Respiration der Muskeln*. (*Arch. für Anat. und Phys.*, 1850.)

(3) Valentin, *Ueber die Wechselwirkung der Muskeln und der sie umgebende Atmosphäre*. (*Arch. f. phys. Heilk.*, t. XIV, 1855.)

(4) Matteucci, *Recherches sur les phénomènes physiques et chimiques de la contraction musculaire*. (*C. R.*, t. XLII, 1856.)

(5) Hermann, *Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln*. Berlin, 1867.

(6) Du Bois-Reymond, *De fibræ muscularis reactione*, etc. Berolini, 1859.

(7) Danilewsky, *Centralbl. f. med. Wiss.*, 1874, p. 721.

En somme, suivant l'opinion d'Hermann, tous les phénomènes d'échanges du muscle isolé du corps sont dus à la putréfaction, et si ce muscle était exempt de microbes, il n'absorberait pas d'oxygène.

D'après une expérience de P. Bert (1) les échanges gazeux du muscle deviendraient très faibles lorsqu'on empêche la putréfaction de se produire à sa surface. Voici cette expérience :

Il dispose 3 morceaux de viande de même grosseur dans 3 cloches, l'un normal et n'ayant subi aucune préparation, un autre agité au préalable dans une solution d'acide phénique et le troisième agité dans une solution de chloral. Il constate au bout de 16 jours la production d'une forte quantité de gaz par le premier muscle (l'air fait explosion en débouchant la cloche); les 2 autres n'ont dégagé que peu d'acide carbonique et absorbé peu d'oxygène.

J'objecterai à cette expérience que les substances antiseptiques employées tuent les muscles en même temps que les microbes, et qu'il devient impossible, par ce fait, d'en tirer une conclusion physiologique. Je montrerai du reste plus loin, mais par un procédé différent, qu'en l'absence de putréfaction, les échanges gazeux du muscle avec l'air sont loin d'être aussi faibles que l'indique P. Bert.

Pour terminer cette énumération de travaux, je citerai les expériences de M. Regnard (2), sur lesquelles je reviendrai à propos de l'action de la température sur les échanges gazeux des muscles.

. . . . . .

Vu l'état de la question, il était nécessaire de la reprendre complètement dès l'origine, en évitant les causes d'erreur auxquelles les auteurs que je viens de citer ont été exposés. Il fallait en premier lieu éviter la putréfaction dans ce genre d'expérience, et déterminer le rôle qu'elle joue

(1) P. Bert, *La pression barométrique*, p. 881 et suiv.

(2) Regnard, *Rech. exp. sur les var. path. des combustions respiratoires.* Thèse, Paris, 1878.

dans les échanges gazeux des muscles avec l'air. D'autre part, ces recherches nécessitent la plus grande précision dans l'analyse des gaz. On verra plus loin qu'avec les méthodes

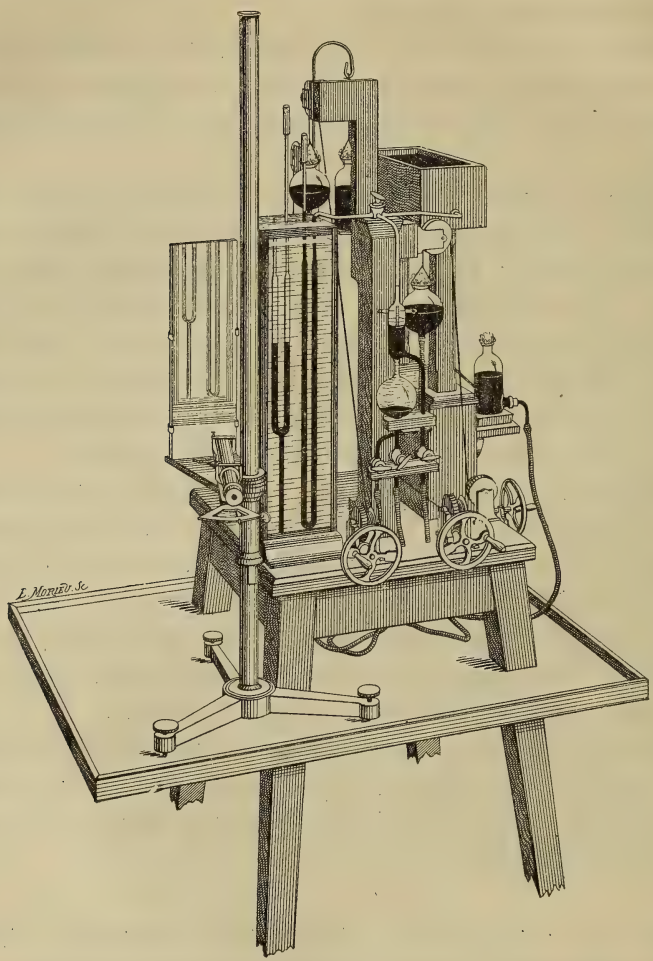


Fig. 18.

que j'ai employées, et avec les instruments que j'avais à ma disposition, j'ai obtenu toute l'exactitude désirable dans mes recherches. Certaines expériences ont été faites par deux méthodes se contrôlant mutuellement : analyse eudiométrique et dosage de l'acide carbonique en poids.

Avant de commencer l'exposé de ces expériences, je décrirai l'eudiomètre de précision de M. Chauveau, instrument avec lequel ont été faites toutes les analyses de gaz publiées dans ce travail. La figure 18 représente une vue générale de cet appareil.

Cet instrument est composé essentiellement des parties suivantes :

1° *Un tube mesureur* destiné à effectuer les mesures sur le gaz en expérience ;

2° *Un laboratoire* dans lequel s'effectue l'absorption de l'acide carbonique et la combinaison de l'oxygène à l'hydrogène par l'étincelle électrique ;

3° *Un tube d'aspiration*, destiné à amener le gaz à analyser dans le *mesureur ;*

4° *Un robinet* à 3 voies rectangulaires (en T) permettant de faire communiquer ensemble les 3 parties précédentes ;

5° *Un tube comparateur*, destiné à effectuer automatiquement les corrections de température et de pression ;

6° *Une lunette* servant à faire les lectures de volume sur les tubes gradués.

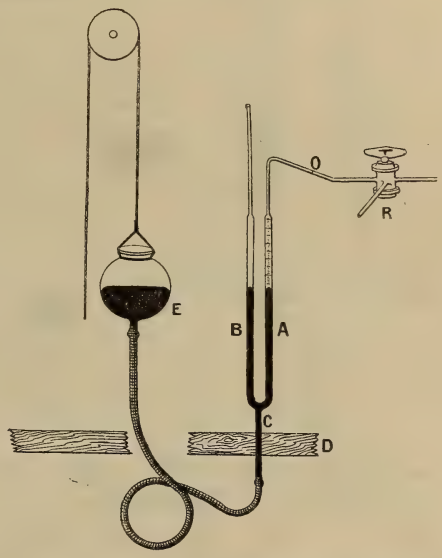


Fig. 19.

Mesureur. — C'est un tube en Y (fig. 19) dont une branche A est graduée et reliée au robinet à 3 voies R. L'autre branche B s'ouvre librement à l'air. La partie C du tube est fixée sur la plaque D, puis reliée par un tube en caoutchouc au réservoir à mercure E, qui peut être élevé ou abaissé. Le calibre intérieur du tube est de 8 millimètres environ ; dans la

graduation, faite en demi-centimètres cubes, les plus petites divisions ont sensiblement entre elles un écartement de 1 millimètre, et représentent des vingtièmes de centimètre cube. Le 0 de la graduation correspond au trait de repère 0 (1).

Laboratoire. — Il est constitué par un réservoir A (fig. 20) en communication : d'une part avec le robinet B par le

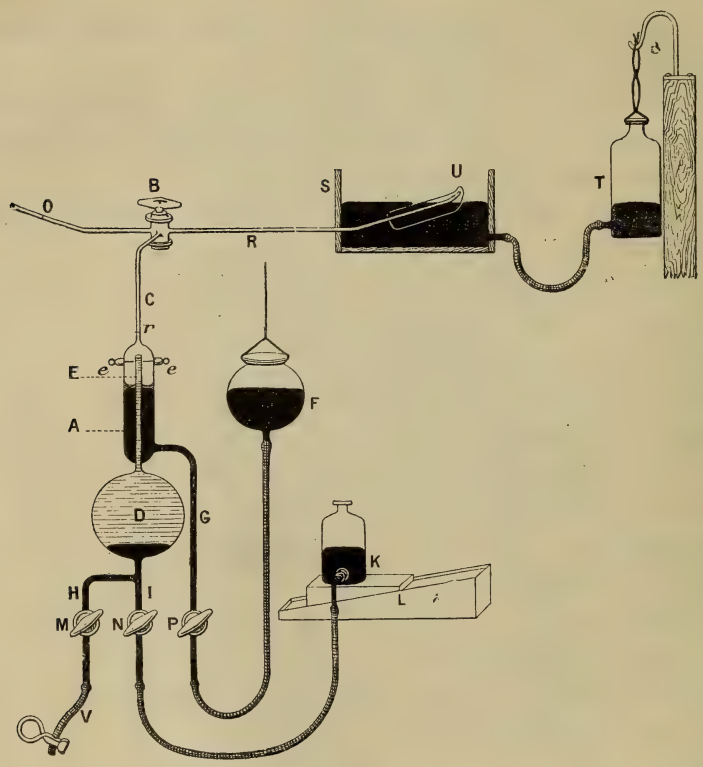


Fig. 20.

tube C; d'autre part par le tube E avec le réservoir D, rempli d'une solution de potasse ; enfin en dernier lieu avec le réservoir mobile à mercure F, par le tube G. Le réservoir à potasse D porte à sa partie inférieure un tube bifurqué

(1) Le mesureur et le comparateur sont immergés dans une cuve à eau (voir fig. 18). Par ce moyen, on est sûr que les gaz contenus dans le mesureur et dans le comparateur sont à la même température.

dont une branche H sert à l'introduction de la potasse, et dont l'autre I communique avec le réservoir à mercure K mobile sur le plan incliné L. Les robinets M, N, P, servent à établir ou à interrompre les communications avec les différents réservoirs.

Le tube C porte à sa partie inférieure un trait de repère *r*. Sur les côtés du réservoir A sont appliquées deux pièces métalliques *e*, *e*, en relation avec des fils de platine pénétrant dans l'intérieur du réservoir, et destinés à la production de l'étincelle qui fera détoner le mélange d'oxygène et d'hydrogène.

Tube d'aspiration. — Ce tube (R, fig. 20), en relation avec le robinet à 3 voies B, se rend à la cuve à mercure S. Son extrémité libre amincie et recourbée permet l'extraction absolument complète du gaz contenu dans une cloche U de forme appropriée. La cuve à mercure S est en communication avec le réservoir T, qui peut être abaissé ou élevé, de manière à découvrir la pointe du tube aspirateur ou à l'immerger.

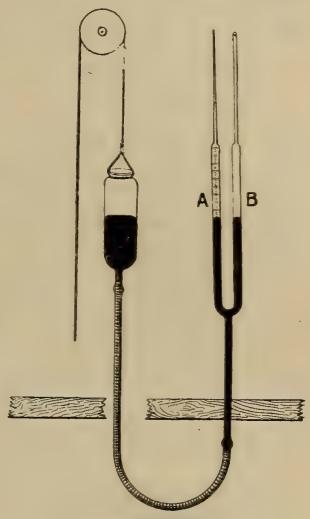


Fig. 21.

Comparateur. — C'est un tube en Y semblable à celui décrit précédemment (*mesureur*), mais dont une des branches A est fermée et dont l'autre B s'ouvre librement à l'air ; ce tube a exactement le même calibre intérieur que le mesureur, et la branche A porte une graduation analogue à celle décrite pour ce dernier (fig. 21).

Dans la branche A, on a enfermé un volume d'azote pur tel que, si la pression atmosphérique était de $0^m,760$ et la température 0°, le volume de ce gaz sec serait exactement de 5 centimètres cubes. Le volume occupé par cette masse gazeuse à un moment quelconque donne facilement la variation de

volume subie par les 5 centimètres cubes d'azote à la température et la pression actuelles. Les volumes du mesureur et du comparateur étant mesurés à la même température et à la pression atmosphérique, le volume du gaz analysé sera ramené à 0° et $0^{m},760$ par un calcul très simple. Si par exemple le volume lu au comparateur est de 5^{cc}, 4 et le volume lu au mesureur 12^{cc}, on ramènera ce dernier à 0° et 760 millimètres en effectuant le calcul suivant : $\frac{5 \times 12}{5,4}$.

La correction de tension de la vapeur d'eau est faite en même temps que les corrections de température et de pression, les gaz contenus soit dans le comparateur soit dans le mesureur étant toujours saturés de vapeur d'eau. Dans le comparateur, on a introduit en même temps que l'azote une très petite quantité d'eau qui comble l'espace angulaire compris entre la paroi de verre et le ménisque de mercure (fig. 22). La même opération est faite à chaque analyse pour le mesureur.

Fig. 22.

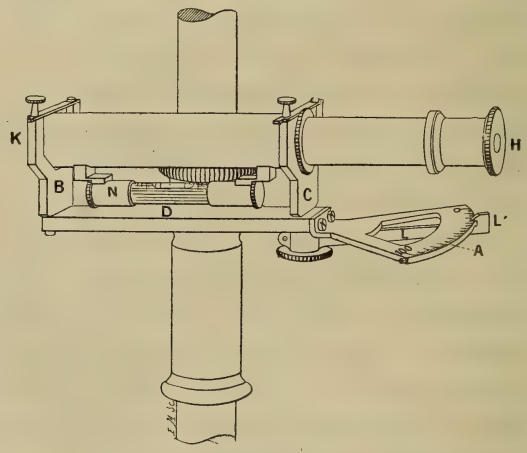


Fig. 23.

Lunette. — C'est une lunette ordinaire portant un niveau N (fig. 23). Elle est supportée par 2 pièces B et C appliquées sur la pièce D. Une vis E (fig. 24) fixée dans une pièce F qui permet de la manœuvrer, s'engage dans la pièce C sur laquelle

elle se visse. La pièce D servant de point d'appui à la pièce F, on voit qu'en faisant tourner cette dernière, on élèvera ou on abaissera C, et par suite l'extrémité H de la lunette, l'autre extrémité K restant à peu près immobile. En tournant, la vis entraîne avec elle la pièce L mobile sur un arc A, divisé en 100 parties (en pratique, c'est la partie L' qui, poussée par le doigt, fait mouvoir la vis E et déplace l'axe optique de la lunette dans un plan vertical). — Le tout est réglé de telle sorte que, le trait de repère tracé sur la partie L coïncidant avec le 0 de la graduation de l'arc, et l'axe optique passant par un trait de graduation A (fig. 25) du comparateur ou du mesureur, cet axe vient exactement passer par le trait de graduation suivant, C, lorsqu'on amène L' de 0 à la division 100 (fig. 23). On comprend donc facilement que, le ménisque de mercure occupant la position intermédiaire B (fig. 25), si la partie L' (fig. 23) est déplacée de manière à amener l'axe optique de la lunette à passer par le sommet du ménisque, le chemin parcouru sur l'arc divisé indiquera la distance AB en unités égales à $\frac{AC}{100}$ (fig. 25). Or, dans la graduation du mesureur et du comparateur, une division AC a la valeur de $\frac{1^{cc}}{20}$. Donc une division de l'arc a une valeur de $\frac{1^{cc}}{2000}$. Ainsi, les divisions de cet arc indiquent des demi-millièmes de centimètre cube.

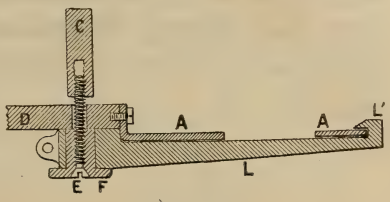


Fig. 24.

L'axe optique de la lunette est donné par 2 fils rectangulaires placés dans son intérieur, l'un horizontal, l'autre vertical; voici maintenant la manière d'effectuer les lectures : la lunette étant placée sur le côté gauche de l'eudiomètre (fig. 26) est dirigée vers un miroir E placé en arrière, et dans lequel se

reflètent les images du comparateur et du mesureur. Les graduations de ces tubes sont placées du côté du miroir, sur la face F. La lunette est d'abord mise horizontale à l'aide des vis A et B, puis elle est déplacée verticalement et l'axe optique amené le plus près possible du ménisque de mercure au niveau duquel on veut faire la lecture. Cela fait, en tournant légèrement la vis C, on amène facilement l'axe optique à coïncider avec le trait de graduation convenable (A, fig. 25) ; puis, par la manœuvre indiquée plus haut, on recherche la valeur de AB.

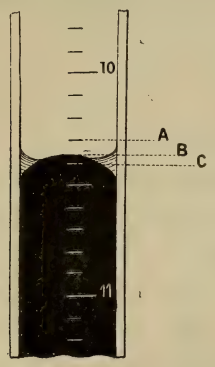


Fig. 25.

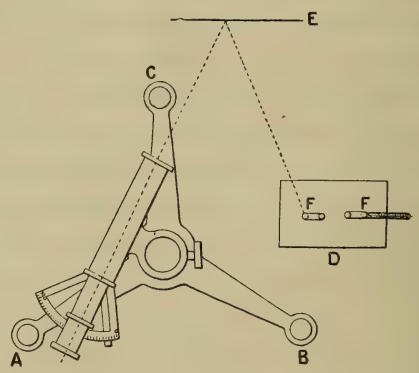


Fig. 26.

En déplaçant la vis C, on modifie quelque peu l'horizontalité de la lunette, mais d'une quantité si faible, qu'il est impossible d'en apprécier l'influence sur les lectures.

L'appareil nous étant connu, je vais décrire le manuel opératoire de l'analyse d'un mélange gazeux. Il faut en premier lieu mettre l'appareil en marche, ce qui consiste :

1° A remplir l'ampoule D d'une solution de potasse à 10 p. 100 (fig. 20).

2° A disposer une petite quantité de cette solution sur le mercure du réservoir A.

3° A remplir d'un gaz inerte et à la pression atmosphérique, l'espace compris entre le trait de repère *r* et le robinet B.

Ces opérations s'effectuent de la manière suivante : On

ajuste un tube de verre sur le tube de caoutchouc V, puis on le relève verticalement (1); on fait communiquer le réservoir A avec l'extérieur par le robinet B, puis on verse de la potasse par le tube de verre après avoir ouvert le robinet M : lorsqu'on juge que l'ampoule D en contient une quantité suffisante, on verse du mercure dans le tube, de manière à en remplir la branche H, et éviter le contact prolongé de la potasse avec le robinet M. Cela fait, on ouvre N et on fait glisser le réservoir K le long du plan incliné L jusqu'à ce que quelque peu de potasse ait pénétré dans le réservoir A. Il ne reste plus: 1° qu'à obtenir dans ce dernier un mélange d'air et d'hydrogène en proportions convenables, et à le faire détoner ; 2° à élever le réservoir F jusqu'à ce que la potasse vienne affleurer au trait de repère *r*. Ces deux opérations sont décrites plus loin.

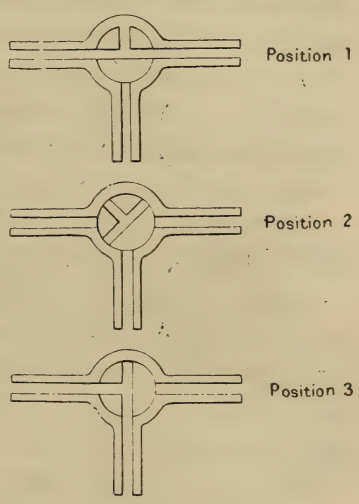


Fig. 27.

L'appareil est ainsi prêt à fonctionner ; les 4 robinets M, N, P, B, sont fermés. Le robinet B est dans la position 2 (fig. 27).

Voici les opérations successives que l'on a à effectuer dans une analyse :

1° Transvasement du gaz à analyser dans le mesureur.

2° Première mesure de volume.

3° Transvasement du gaz du mesureur dans le laboratoire pour l'absorption de l'acide carbonique.

4° Transvasement du gaz du laboratoire dans le mesureur.

5° Deuxième mesure de volume.

(1) On a au préalable fait arriver du mercure dans la branche I jusqu'au niveau de la bifurcation, puis on a fermé N et P.

6° Introduction dans le mesureur d'une certaine quantité d'hydrogène.

7° Mesure de ce volume d'hydrogène.

8° Passage de l'hydrogène dans le laboratoire.

9° Détonation.

10° Transvasement du résidu du laboratoire dans le mesureur.

11° Mesure du résidu.

Toutes ces opérations peuvent être ramenées à trois. Il suffit de décrire les manœuvres 1, 3 et 4 pour connaître la manière d'effectuer une analyse.

A. *Introduction du gaz à analyser ou de l'hydrogène servant à l'analyse.* — Je ne ferai que d'indiquer sommairement les opérations consécutives à effectuer :

Immerger la pointe du tube aspirateur.

Élever le réservoir du mesureur jusqu'au niveau du sommet du tube, le robinet R étant la position 1 (fig. 27).

Fermer ce robinet (position 2, fig. 27), lorsque le mercure sort par la pointe du tube aspirateur.

Placer sur ce dernier une cloche contenant le gaz à analyser, comme le montre la figure 21, puis découvrir la pointe du tube aspirateur en abaissant T.

Mettre le robinet B dans la position 1 et abaisser progressivement le réservoir du mesureur jusqu'à ce qu'on ait la quantité voulue de gaz ou la totatilité du contenu de la cloche.

Laisser pénétrer, à la suite du gaz, le mercure dans le tube aspirateur jusqu'au robinet et fermer celui-ci (position 2).

Ouvrir doucement le robinet et manœuvrer en même temps le réservoir du mesureur de manière à faire arriver le mercure au trait de repère correspondant au 0 de la graduation du mesureur.

L'affleurement étant établi, mettre le robinet en position 2.

Mettre le gaz à la pression atmosphérique en manœuvrant le réservoir du mesureur et déterminant l'affleurement exact des sommets des deux ménisques, au fil horizontal de la lunette.

Lire le volume. Lire immédiatement après le volume du comparateur en ayant soin de répéter auparavant la manœuvre précédente.

B. *Transvasement du gaz du mesureur dans le laboratoire.* — Élever le réservoir du mesureur pour mettre le gaz en pression assez forte.

Ouvrir le robinet B (position 1) et le fermer (position 2) au moment où le mercure a rétrogradé jusque vers lui.

Mettre le robinet B dans la position 3.

Ouvrir le robinet P (fig. 20). Le gaz pénètre dans le laboratoire et le mercure s'abaisse dans celui-ci. On élève alors progressivement le réservoir du mesureur jusqu'à ce que le mercure arrive à la partie supérieure du tube.

Si l'on cherche à absorber l'acide carbonique, il faut déterminer la rentrée du gaz dans le mesureur, puis le chasser à nouveau dans le laboratoire. Cette manœuvre, répétée plusieurs fois, a pour but de bien mélanger le gaz contenu dans les tubes de communication, avec celui du laboratoire, et de déterminer ainsi une absorption complète de l'acide carbonique.

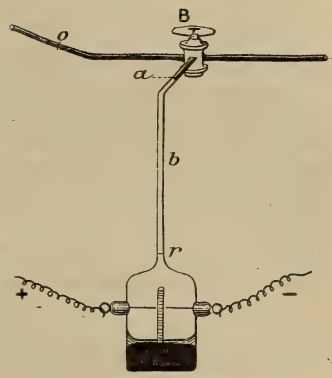


Fig. 28.

Si c'est l'hydrogène qu'on transvase dans le laboratoire, on le refoulera complètement dans celui-ci et on fera arriver le mercure jusqu'en *a* (fig. 28), à une petite distance du coudé formé par le tube *b*.

On met ensuite le robinet B (fig. 20) en position 2 ; avant de faire passer l'étincelle, il faut ouvrir le robinet P et, par l'intermédiaire du réservoir F, mettre en dépression de quelques centimètres de mercure le gaz du laboratoire.

C. *Transvasement du gaz du laboratoire dans le mesureur.* — L'absorption de l'acide carbonique ou l'explosion ayant eu lieu, on abaisse le réservoir du mesureur, et on élève celui

du laboratoire (F, fig. 20. Le robinet P reste ouvert).

On met le robinet B en position 3. Le gaz passe dans le mesureur. On abaisse, rapidement d'abord, puis lentement, le réservoir de celui-ci jusqu'à ce que la potasse vienne affleurer au trait de repère *r* (fig. 20) ; à ce moment, on ferme le robinet P ; le robinet B restant ouvert, on amène le gaz à la pression atmosphérique dans le mesureur, puis on amène le robinet B à la position 2 d'abord, puis à la position 1, pour laisser pénétrer le mercure jusqu'au trait de repère 0, et enfin à la position définitive 2. On rétablit la pression atmosphérique dans le mesureur et on fait la lecture.

D. *Opérations complémentaires, après chaque analyse effectuée et avant chaque analyse à effectuer.* — Après chaque analyse, il faut procéder au renouvellement de la potasse.

L'analyse étant terminée et l'appareil étant dans le même état qu'à la fin de la série d'opérations C, on abaisse le réservoir F.

On ouvre les robinets N et P (fig. 20). La potasse de l'ampoule D arrive dans le laboratoire et le remplit, en se mélangeant à celle de l'analyse précédente. Quand elle arrive au bas du réservoir A, on élève F, la potasse rentre dans l'ampoule D ; quand le mercure arrive au niveau de la pointe du tube intérieur du laboratoire, on ferme P.

Si l'on juge qu'il reste encore trop de potasse, on fait arriver doucement le gaz du mesureur (résidu de l'analyse précédente) dans le laboratoire, en laissant fermé le robinet P, et N ouvert. Une nouvelle quantité de potasse rentre dans l'ampoule D. On ferme N quand on juge convenable la quantité de potasse restante.

Après chaque analyse, et ces dernières opérations étant terminées, il faut ramener l'affleurement de la potasse au trait *r* (fig. 20), si l'analyse suivante doit être faite de suite.

S'il doit s'écouler un temps plus long jusqu'à la prochaine analyse, le résidu est partagé entre le mesureur et le laboratoire, et mis à la pression atmosphérique.

Indications complémentaires. — Il est nécessaire d'employer

une solution de potasse dont la concentration ne dépasse pas la proportion de 10 p. 100, afin d'avoir une solution qui sature le gaz d'humidité.

Pour contenir les gaz à analyser, il est bon d'employer des cloches analogues à celle de la figure 20; leur extrémité recourbée et amincie permet facilement, par une adaptation parfaite sur l'extrémité du tube aspirateur, d'extraire la totalité de leur contenu.

Il est nécessaire de déterminer, par plusieurs analyses de l'air, la valeur de l'hydrogène employé.

. . . . . .

En présence des faits exposés en tête de ce chapitre, il était nécessaire de reprendre complètement l'étude de la question, en évitant certaines causes d'erreur dont Hermann, seul, s'était préoccupé jusqu'ici. Je veux parler de la putréfaction en premier lieu. Les premières expériences que j'ai faites ont eu pour but de rechercher l'influence qu'elle exerce sur les échanges gazeux des muscles, ou plutôt d'étudier les perturbations qu'elle amène dans l'observation de ces échanges. J'ai établi ainsi un certain nombre de faits qui ont servi de base à tout ce travail et à la suite desquels j'ai étudié les points suivants :

1° L'absorption de l'oxygène par le muscle est-elle un phénomène vital?

2° Quelle est la signification du dégagement d'acide carbonique?

3° Quelles sont les sources de l'acide carbonique produit par le muscle isolé du corps?

4° Y a-t-il un phénomène de respiration dans le muscle placé dans l'air?

5° Que deviennent les échanges gazeux d'un muscle pendant les jours qui suivent son extraction?

6° Influence du travail musculaire et des variations de température sur ce phénomène de respiration.

7° Action comparée de l'oxygène et des gaz inertes sur l'excitabilité musculaire.

Je ferai successivement l'exposé méthodique de ces différentes questions.

INFLUENCE DE LA PUTRÉFACTION SUR LES ÉCHANGES GAZEUX DES MUSCLES ISOLÉS DU CORPS.

La putréfaction qui se fait à la surface des muscles isolés du corps est-elle la cause de leurs échanges gazeux avec l'air? En d'autres termes, un muscle absorberait-il de l'oxygène et dégagerait-il de l'acide carbonique s'il était exempt de microbes? Pour résoudre cette question, j'ai extrait aseptiquement des muscles du corps d'un animal et je les ai disposés dans un appareil stérilisé permettant de faire l'analyse des gaz environnant les muscles. Cette expérience servant de base à ce travail, je l'ai faite par deux méthodes se contrôlant mutuellement : dosage de l'acide carbonique en poids, et analyse eudiométrique.

Dosage de l'acide carbonique en poids. — On extrait aseptiquement un muscle du corps (1), et on le dispose sur un châssis en argent (2) (fig. 30). Ce dernier est introduit dans un flacon stérilisé A (fig. 31) portant deux bouchons à l'émeri (B, C) munis chacun d'une tubulure G, F dans laquelle s'engage

Fig. 29.

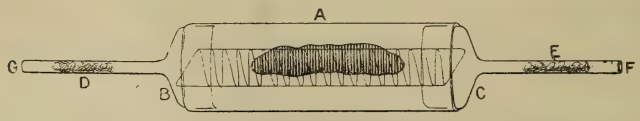


Fig. 30.

un tampon de coton stérilisé D, E. Ces bouchons per-

(1) L'opération est faite avec de grandes précautions et surtout très rapidement. Le châssis en argent est enfermé dans une boîte stérilisée dont le couvercle est soulevé pour y poser le muscle. Le châssis est ensuite introduit dans le flacon stérilisé, et on dépose quelques gouttes d'eau salée stérilisée à la surface du muscle.

(2) J'ai employé un châssis en argent pour éviter l'oxydation qui se produirait avec le fer ou le cuivre. Il offre en outre l'avantage de déceler l'acide sulfhydrique et d'indiquer si le muscle se putréfie. Il est muni d'un lacis de fils fins qui supportent le muscle.

mettent d'introduire dans le flacon le châssis portant le muscle. Cela fait, les bouchons sont lutés extérieurement avec du suif ; puis on produit à l'aide d'une trompe un courant d'air rapide dans l'appareil. L'air qui arrive par la tubulure C a déjà passé :

1° Dans des tubes en U contenant des fragments de potasse ;

2° Dans un flacon témoin à eau de baryte (1).

A sa sortie du flacon par la tubulure B, cet air passe :

1° Sur une série de tubes à acide sulfurique où il se dessèche ;

2° Sur un tube témoin (tube en U) à robinets, contenant des fragments de verre imbibés d'acide sulfurique ;

3° Sur deux tubes à robinets contenant des pastilles de potasse ;

4° Sur un tube en U à robinets contenant des fragments de verre et de l'acide sulfurique ;

5° Dans un barboteur contenant de l'acide sulfurique pour empêcher le reflux de la vapeur d'eau dans le dernier tube ;

6° Dans un flacon témoin à eau de baryte.

Les tubes à acide sulfurique et à potasse sont soigneusement essuyés avec un linge fin et sec et tarés à un dixième de milligramme près avant chaque expérience, puis intercalés dans l'appareil et pesés aussitôt l'expérience terminée.

Avant chaque expérience, l'appareil est purgé complètement, à l'aide d'un fort courant d'air, de tout l'acide carbonique qu'il contient.

Expérience I. 20 juillet 1894. — Un chat est tué par section du bulbe (2). Aussitôt après la mort, on extrait aseptiquement un faisceau de muscles de la cuisse, et on les dispose dans l'appareil. On pèse chaque jour la quantité d'acide carbonique dégagée par le muscle pendant 6 h. ; on répète l'expérience jusqu'à ce

(1) Ce barboteur est séparé du flacon contenant le muscle, par un barboteur à acide sulfurique, afin d'empêcher le reflux, sur l'eau de baryte, de l'acide carbonique dégagé par le muscle.

(2) La difficulté d'obtenir des muscles de batraciens aseptiques m'a contraint de m'adresser aux muscles des mammifères.

qu'on ne trouve plus que de faibles quantités d'acide carbonique. Voici les résultats (1) :

DATES	POIDS de CO^2 trouvé.	VOLUME correspondant à 0° et 0m,760.	TEMPÉRATURE pendant l'expérience.
20 juillet.....	0gr,0094	4cc,75	19°,2
21 —	0gr,0052	2cc,63	20°,8
22 —	0gr,0038	1cc,92	21°
23 —	0gr,0034	1cc,72	20°,5
24 —	0gr,0029	1cc,47	21°,5
25 —	0gr,002	1cc,01	21°
26 —	0gr,0013	0cc,67	20°,4
27 —	0gr,0007	0cc,35	20°,8

Ainsi, un muscle extrait aseptiquement du corps dégage donc des quantités décroissantes d'acide carbonique pendant les jours qui suivent son extraction. C'est là un résultat exactement opposé à celui obtenu par Valentin (2). Si je répète mon expérience en me mettant dans les mêmes conditions que ce physiologiste, j'obtiens le même résultat que lui, croissance progressive de la quantité d'acide carbonique dégagée, ainsi que le montre le tableau suivant :

DATES	POIDS de CO^2 trouvé.	VOLUME correspondant à 0° et 0m,760.	TEMPÉRATURE pendant l'expérience.
22 avril.....	0gr,0067	3cc,4	18°,2
23 —	0gr,0105	5cc,33	18°
24 —	0gr,0119	6cc,05	17°,5
25 —	0gr,0213	10cc,82	18°,4
26 —	0gr,0319	16cc,21	17°,2
27 —	0gr,0333	16cc,92	18°,6

La représentation graphique de ces résultats (fig. 32)

(1) L'expérience est faite dans une salle dont la température varie peu, comme le montrent les tracés de température publiés à la fin de ce chapitre.

(2) Valentin, *Ueber die Wechselwirkung der Muskeln und der sie umgebende Atmosphäre* (*Arch. f. phys. Heil.*, t. XIV, 1855).

montre si nettement l'influence de la putréfaction qu'il est inutile d'insister plus longtemps sur ces faits.

Dosage par la méthode eudiométique des gaz absorbés ou dégagés par le muscle placé dans l'air.

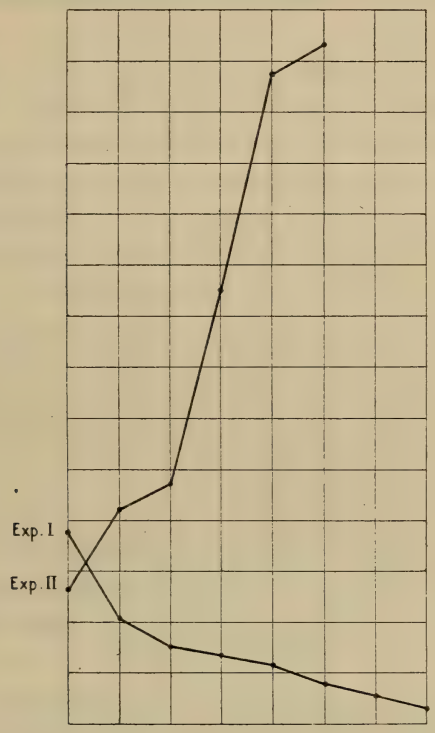


Fig. 31.

Expérience II. — Dans cette expérience comme dans la précédente, j'ai extrait un muscle du chat aseptiquement et je l'ai disposé dans un flacon stérilisé ; puis j'ai analysé chaque jour les gaz en contact avec le muscle ; je ne décrirai pas plus longuement ici cette expérience, ni l'appareil qui a servi à la réaliser ; cet exposé est fait très en détail à la page 132. Je donnerai seulement ici une représentation graphique des résultats de l'expérience, les chiffres obtenus étant donnés à la page 143.

Cette courbe confirme les résultats de l'expérience précédente ; j'en tirerai les conclusions suivantes :

1° Un muscle extrait du corps absorbe de l'oxygène et dégage de l'acide carbonique, indépendamment de toute putréfaction.

2° La putréfaction qui se fait à la surface des muscles modifie complètement et dénature leurs phénomènes d'échanges avec l'air.

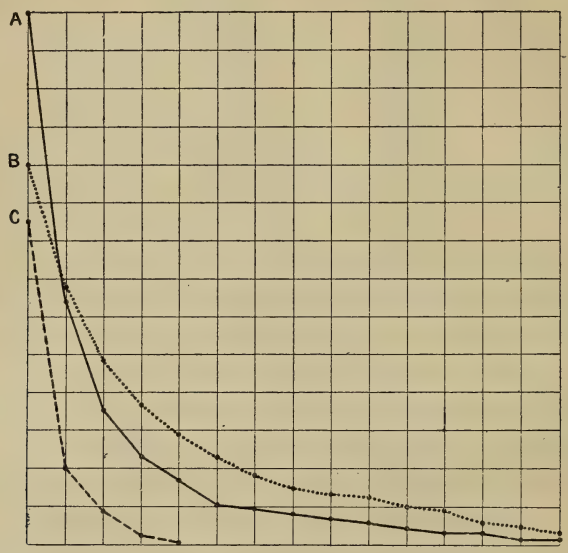


Fig. 32. — A, courbe de l'acide carbonique dégagé; B, courbe de l'oxygène absorbé.

Ces deux faits étant connus, je passerai à l'étude de l'absorption d'oxygène et du dégagement d'acide carbonique par le muscle.

L'ABSORPTION D'OXYGÈNE PAR UN MUSCLE EXTRAIT DU CORPS EST UN PHÉNOMÈNE VITAL.

A. *Le muscle mort n'absorbe plus qu'une faible quantité d'oxygène.*

J'ai fait une première série d'expériences en tuant les muscles par la chaleur. Des expériences de ce genre ont déjà été faites par Hermann, qui a conclu de ses recherches que le muscle tué par la chaleur absorbe de l'oxygène comme le muscle frais. Je ne ferai que citer les objections, fort justes

d'ailleurs, que fit P. Bert à ces expériences. Il reproche à Hermann d'avoir mis ses muscles dans une atmosphère qui n'était mesurée qu'à la fin de l'expérience, alors qu'elle avait varié de volume sous l'influence des échanges du muscle. Cette cause d'erreur a été supprimée dans mes recherches. Voici de quelle manière j'ai opéré :

On mesure rigoureusement un certain volume d'air que l'on introduit dans une cloche placée sur le mercure, dans un verre à expérience (fig. 33). On cuit une patte de grenouille pendant un certain temps dans de l'eau distillée portée à une température déterminée, puis on l'introduit sous le mercure et on la fait passer dans la cloche à gaz. On l'y laisse une heure et demie, après quoi on la retire à l'aide d'un crochet métallique introduit sous le mercure, puis on fait l'analyse de l'air. Il y a plusieurs causes d'erreur dans ces expériences : il faut éviter qu'il reste, sur les parois du verre à expérience, des bulles d'air qui pourraient se détacher et rentrer dans la cloche. Il faut avoir soin, d'autre part, avant d'introduire la patte dans cette dernière, de l'agiter sous le mercure afin d'en détacher les bulles d'air qui pourraient y être adhérentes et être entraînées avec elle. La même manœuvre doit être répétée en retirant la patte. Si l'on prend toutes ces précautions, on ne modifie pas sensiblement le volume de l'air de la cloche par les manœuvres employées. Les différences qu'on pourrait constater sont absolument négligeables vis-à-vis des résultats donnés par les expériences.

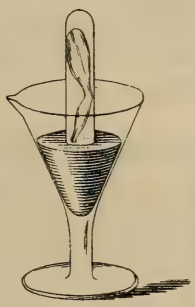


Fig. 33.

Les pattes des grenouilles sont toujours préparées de la même manière. La peau est enlevée, le train postérieur détaché, puis les pattes séparées au niveau du pubis ; on en détache ensuite le pied au niveau de l'articulation tarso-métatarsienne.

Certaines expériences ont été faites en comparant les

échanges gazeux des deux pattes de la même grenouille, l'une normale, l'autre cuite, ou toutes deux cuites à des températures différentes. Dans d'autres, j'ai comparé les échanges de pattes provenant de grenouilles différentes, mais de même taille (1).

Expérience I. 27 décembre 1894. — Les deux pattes d'une même grenouille sont préparées, l'une cuite à 70° et l'autre abandonnée à l'air pendant ce temps ; puis toutes deux, l'une fraîche et excitable, l'autre cuite, rigide et inexcitable, sont introduites sous le mercure dans deux cloches contenant deux volumes sensiblement égaux et connus d'air ; on les y laisse un heure et demie, puis on les retire et on analyse les gaz. Voici les résultats obtenus :

	volume primitif de l'atmosphère à 0° et 760mm.	volume après l'expérience.	oxygène de l'atmosphère avant l'expérience.	oxygène après l'expérience.	oxygène absorbé.	acide carbonique dégagé.
	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.
Patte normale....	12,512	12,520	2,619	2,425	0,215	0,193
Patte cuite à 70°..	12,503	12,678	2,617	2,615	0,002	0,160

Ainsi, la patte cuite à 70° n'a absorbé que 0cc,002 d'oxygène, tandis que la patte fraîche en a absorbé 0cc,215.

Expérience II. 5 janvier 1895. — Une patte de grenouille est cuite pendant cinq minutes à 60° ; l'autre reste normale. Une patte d'une deuxième grenouille est cuite à 44° pendant 20 minutes; les deux pattes cuites sont rigides et inexcitables, quand on les met dans les cloches. Durée de l'expérience : une heure et demie (2).

(1) Ces grenouilles capturées au même moment étaient restées constamment dans les mêmes conditions (dans le même bassin). Si l'on compare les échanges gazeux de deux pattes prises sur deux grenouilles de même taille, on voit qu'ils sont sensiblement les mêmes. Les faibles différences qu'il pourrait y avoir sont du reste de peu d'importance en face des résultats obtenus dans mes expériences.

(2) Tous les volumes donnés dans ce tableau, ainsi que tous ceux don-

	VOLUME PRIMITIF de l'atmosphère.	VOLUME après l'expérience.	OXYGÈNE avant l'expérience.	OXYGÈNE après l'expérience.	OXYGÈNE ABSORBÉ.	ACIDE CARBONIQUE dégagé.
	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.
Patte normale....	12,331	12,267	2,581	2,355	0,226	0,167
Patte cuite à 44°..	12,237	12,510	2,561	2,555	0,006	0,265
— à 60°..	12,321	12,551	2,579	2,570	0,009	0,195

Même résultat que dans l'expérience précédente : les pattes cuites n'ont absorbé que 0cc,006 et 0,009 d'oxygène, tandis que la patte fraîche en a absorbé 0cc,226.

Expérience III. — Les deux pattes de la même grenouille sont soumises, l'une à une température de 50° pendant 15 minutes, l'autre à 42° pendant 40 minutes. Toutes deux sont rigides et inexcitables quand on les met dans les cloches. L'expérience dure une heure et demie.

	VOLUME PRIMITIF de l'atmosphère.	VOLUME après l'expérience.	OXYGÈNE avant l'expérience.	OXYGÈNE après l'expérience.	OXYGÈNE ABSORBÉ.	ACIDE CARBONIQUE dégagé.
	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.
Patte cuite à 50°..	12,421	12,747	2,600	2,588	0,012	0,338
— à 42°..	12,386	12,680	2,592	2,566	0,026	0,313

On voit, d'après ces trois expériences, que les quantités d'oxygène absorbées par un muscle normal et par un muscle cuit sont entre elles dans le rapport approximatif $\frac{23}{0,5}$ ou $\frac{23}{1}$.

nés dans le reste de ce travail, sont ramenés à 0°, à la pression de 0m,760 et à l'état sec.

Pour les muscles soumis à des températures inférieures à 42°, on constate constamment une absorption d'oxygène dont la valeur dépend du temps pendant lequel le muscle a été chauffé, et de la température à laquelle on l'a soumis. Elle est d'autant plus faible que le chauffage a été plus long ou fait à une température plus élevée. Il est en effet difficile de tuer un muscle à une température inférieure à 40°. J'ai vu plusieurs fois des muscles, soumis à une température de 40°, présenter encore des traces d'excitabilité au bout de 25 à 30 minutes; dans d'autres cas, des muscles soumis à une température de 36 ou 37° se sont encore montrés excitables au bout de 40 minutes et même d'une heure.

Quelle que soit la température à laquelle on soumet le muscle, on remarque qu'au moment où son excitabilité disparaît, il est encore capable d'absorber une quantité notable d'oxygène. Les deux expériences suivantes renseignent sur l'influence de la durée du chauffage et du degré de la température.

Expérience IV. 11 janvier 1895. — Cette expérience est faite sur les deux pattes de deux grenouilles de même taille. Une patte est conservée normale. Les trois autres sont soumises à une température de 40°, l'une pendant 25 minutes, la seconde pendant une heure, la troisième pendant une heure et demie. Chaque patte est laissée ensuite en contact avec l'air pendant une heure et demie dans une cloche à gaz. Voici les résultats obtenus :

	Volume primitif de l'atmosphère.	Volume après l'expérience.	Oxygène avant l'expérience.	Oxygène après l'expérience.	Oxygène absorbé.	Acide carbonique dégagé.
	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.
Patte normale....	12,309	12,329	2,576	2,341	0,235	0,225
P. cuite 25 m. à 40°	12,221	12,575	2,558	2,504	0,054	0,364
— 1 h. à 40°.	12,233	12,437	2,560	2,520	0,040	0,300
— 1 h. 1/2 à 40°.	12,223	12,000	2,558	2,532	0,016	0,224

Il y a donc d'autant moins d'oxygène absorbé par le muscle que la durée du chauffage a été plus longue.

Expérience V. 9 janvier 1895. — On prend trois grenouilles de même taille et on prépare 5 pattes. L'une est conservée à l'état normal ; les cinq autres sont soumises pendant 25 minutes à des températures différentes : 40°, 39°, 38°, 36°. Les cinq pattes sont ensuite mises dans des cloches pendant une heure et demie.

	Volume primitif de l'atmosphère.	Volume après l'expérience.	Oxygène avant l'expérience.	Oxygène après l'expérience.	Oxygène absorbé.	Acide carbonique dégagé.
	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.
Patte normale....	12,409	12,382	2,597	2,376	0,221	0,171
Patte cuite à 36°..	12,448	12,504	2,605	2,498	0,107	0,199
— 38°..	12,469	12,645	2,610	2,533	0,077	0,225
— 39°..	12,411	12,609	2,598	2,542	0,056	0,284
— 40°..	12,388	12,531	2,593	2,548	0,045	0,265

Ainsi donc, le muscle absorbe d'autant moins d'oxygène qu'on l'a soumis à une température plus élevée, et d'autant moins aussi que le chauffage a été plus prolongé.

Je terminerai cette série d'expériences en disant qu'elles n'ont pas été choisies parmi les plus favorables ; en effet, assez souvent, on peut voir la capacité d'absorption pour l'oxygène devenir presque nulle rapidement dans des muscles soumis à des températures assez basses, vers 37° par exemple. Ce fait est du reste en concordance avec une disparition plus rapide de l'excitabilité.

En voici un exemple :

Expérience VI. 4 janvier 1895. — Les deux pattes d'une même grenouille sont soumises, l'une à une température de 37°, l'autre de 40°, pendant 25 minutes, puis ensuite placées dans les cloches pendant une heure et demie.

	VOLUME PRIMITIF de l'atmosphère.	VOLUME après l'expérience.	OXYGÈNE avant l'expérience.	OXYGÈNE après l'expérience.	OXYGÈNE ABSORBÉ.	ACIDE CARBONIQUE dégagé.
	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.
Patte chauff. à 37°.	12,421	12,665	2,600	2,589	0,011	0,292
— à 40°.	12,414	12,763	2,609	2,604	0,005	0,350

La patte chauffée préalablement à 37° n'a donc absorbé que 0cc,011 d'oxygène, tandis qu'une patte fraîche et normale en absorbe environ 0cc,200.

En résumé, je tirerai de cette série d'expériences les conclusions suivantes :

1° Un muscle chauffé à une température supérieure à 42 ou 44° perd rapidement la propriété d'absorber l'oxygène de l'air;

2° Dans un muscle chauffé à 40° ou à une température inférieure, la propriété d'absorber l'oxygène devient d'autant plus faible que la durée du chauffage est plus prolongée ;

3° Dans des muscles soumis pendant le même temps à des températures différentes inférieures à 40°, la capacité d'absorption pour l'oxygène se conserve d'autant plus longtemps et est d'autant plus considérable que la température est moins élevée;

4° En face des différences constatées entre les échanges gazeux d'un muscle cuit et d'un muscle normal, on est autorisé à conclure que l'absorption de l'oxygène par le muscle est un phénomène vital et que ce phénomène disparaît presque complètement dans le muscle mort.

. . . . . .

On pourrait objecter aux expériences précédentes que si le muscle cuit n'absorbe plus d'oxygène, c'est, non parce qu'il est mort, mais parce que certaines substances capables de fixer de l'oxygène ont été modifiées par la chaleur. Pour me renseigner à ce sujet, j'ai cherché à obtenir un muscle mort

par un procédé qui ne modifie en rien sa constitution chimique. J'ai réalisé cette condition dans l'expérience suivante :

Expérience VII (1). — Un muscle de la cuisse du chat est extrait aseptiquement et placé dans un flacon stérilisé A (fig. 34) dont les deux bouchons à l'émeri B, C, sont munis de tubulures G,F, dans lesquelles est introduit un tampon de coton stérilisé ; le muscle étant mis en place, les bouchons sont lutés au dehors, puis on fait passer pendant 3 heures un courant rapide d'hydrogène pur dans le flacon ; au bout de ce temps, ce dernier ne renferme plus qu'une quantité d'oxygène inappréciable par les procédés eudio-

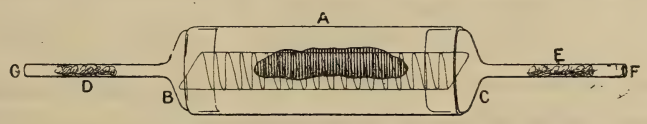


Fig. 34.

métriques. Les extrémités F et G des tubulures sont alors lutées, puis tout l'appareil est immergé dans l'eau pendant deux mois. Au bout de ce temps, on remplace l'hydrogène par de l'air, et on laisse le muscle en contact avec ce dernier pendant 24 heures. L'air est ensuite analysé. On trouve alors que le muscle a absorbé $0^{cc},322$ d'oxygène, et qu'il a dégagé $0^{cc},096$ d'acide carbonique. Dans les nombreuses expériences que j'ai faites sur le même muscle (biceps fémoral), j'ai toujours constaté que, mis en contact avec l'air pendant les 24 heures qui suivent la mort de l'animal, ce muscle absorbe de 7 à 10^{cc} d'oxygène. En prenant le chiffre le plus faible, 7^{cc}, on voit que le muscle maintenu pendant deux mois dans l'hydrogène, puis ensuite placé 24 heures dans l'air, a absorbé à ce moment au minimum 24 fois $\left(\frac{7}{0,322}\right)$ moins d'oxygène que s'il y avait été placé immédiatement après la mort de l'animal. L'expérience suivante renseigne du reste exactement à ce sujet.

Expérience VIII. — Dans cette expérience (2), deux muscles

(1) On trouve à la page 132 la description détaillée de la méthode et de l'appareil qui a servi à effectuer cette expérience.

(2) Cette expérience, faite surtout dans un autre but, est décrite très complètement à la page 142.

similaires des cuisses d'un chat furent extraits aseptiquement et placés dans des flacons stérilisés ; l'un d'eux fut laissé à l'air pendant 24 heures, et on rechercha la quantité d'oxygène absorbée et d'acide carbonique dégagée. L'autre fut traité comme il est indiqué dans l'expérience précédente et laissé pendant 21 jours dans l'hydrogène. Au bout de ce temps, on remplaça l'hydrogène par de l'air et on rechercha la quantité d'oxygène absorbé. Voici les résultats obtenus :

	Oxygène absorbé.	Acide carbonique dégagé.
a. Muscle placé dans l'air aussitôt après la mort de l'animal.....	$5^{cc},000$	$7^{cc},090$
b. Muscle maintenu dans l'hydrogène et placé dans l'air 21 jours après la mort..	$0^{cc},187$	$0^{cc},110$

Ainsi, dans cette expérience, le muscle *b* n'est soumis à aucune manipulation qui puisse altérer sa constitution chimique ; d'autre part, on a empêché la fixation de l'oxygène par les substances oxydables du muscle en le plaçant dans une atmosphère d'hydrogène. Si donc l'absorption de l'oxygène par le muscle n'était qu'un simple phénomène d'oxydation sans relation avec les phénomènes physiologiques, on devrait la voir se produire aussi bien dans le muscle *b* que dans le muscle *a* et à peu de chose près avec la même intensité. Or, nous voyons qu'il n'en est pas ainsi. Le muscle *a* a absorbé 5 centimètres cubes d'oxygène, tandis que le muscle *b* n'en a absorbé que $0^{cc}187$. — Comme il est infiniment probable (bien qu'on ait prétendu le contraire, et sans aucune preuve à l'appui) qu'un muscle extrait du corps est mort au bout de 21 jours (et à plus forte raison au bout de 2 mois), je crois pouvoir conclure des deux expériences précédentes :

1° Que le muscle mort n'absorbe qu'une faible quantité d'oxygène par rapport au muscle vivant (le muscle *b* a absorbé 27 fois moins d'oxygène que le muscle *a*) ;

2° Que la quantité d'oxygène absorbée par le muscle *b* nous indique la part qui, dans les 5 centimètres cubes d'oxygène absorbés par le muscle *a*, revient aux phénomènes purement chimiques d'oxydation. Le rapport $\frac{5}{0,187}$ nous

renseigne donc sur la part relative que prennent les phénomènes d'ordre physiologique, à l'absorption d'oxygène par le muscle.

B. *La quantité d'oxygène absorbée par le muscle diminue lorsque l'excitabilité diminue.*

Je démontre ce fait par l'expérience suivante :

Expérience IX. — Je coupe le train postérieur d'une grenouille et j'en sépare les deux pattes au niveau du pubis en les laissant recouvertes de leur peau. Je tétanise l'une jusqu'à épuisement pendant 15 ou 20 minutes ; l'autre reste au repos. Au bout de ce temps, j'enlève la peau des deux pattes et je les fais passer dans deux cloches contenant des volumes d'air sensiblement égaux et mesurés avec le plus grand soin. Au bout d'une heure et demie, j'analyse les gaz. Voici les résultats obtenus dans trois expériences :

		Oxygène absorbé. cc.	Acide carbonique dégagé. cc.
Exp. I.	Patte normale	0,221	0,255
	— fatiguée	0,200	0,424
Exp. II.	— normale	0,222	0,303
	— fatiguée	0,194	0,401
Exp. III.	— normale	0,220	0,269
	— fatiguée	0,183	0,357

On voit que, dans chaque expérience. il y a moins d'oxygène absorbé par la patte fatiguée que par la patte normale. Quant aux chiffres d'acide carbonique, qui suivent une variation inverse, j'en parlerai plus loin.

Pour démontrer d'une manière absolument complète que l'absorption d'oxygène par le muscle est un phénomène vital, il me reste à citer les faits suivants dont la démonstration sera donnée plus loin :

1° Lorsque le muscle est soumis à une température croissante, l'absorption de l'oxygène croît jusqu'à un certain degré qui est optimum et à partir duquel elle décroît rapidement si la température continue à s'élever ;

2° L'augmentation qui se produit dans l'absorption d'oxygène pendant le travail musculaire est due à l'activité du muscle ;

3° Le muscle reste plus longtemps excitable dans un milieu oxygéné que dans un milieu privé d'oxygène.

En résumé, je rappellerai les deux faits suivants qui vont être utilisés dans une nouvelle série d'expériences :

1° L'absorption d'oxygène par le muscle est une des manifestations de la vie. Elle cesse dans le muscle mort;

2° L'absorption de l'oxygène suit fidèlement les variations de l'excitabilité du muscle et peut servir de mesure à cette dernière.

SIGNIFICATION DU DÉGAGEMENT D'ACIDE CARBONIQUE COMPARÉE A CELLE DE L'ABSORPTION DE L'OXYGÈNE.

D'après Valentin, Matteucci, les muscles de la grenouille isolés du corps et placés dans l'air absorbent plus d'oxygène qu'ils n'en rendent à l'état d'acide carbonique. D'après Hermann, il faudrait voir, dans l'absorption d'oxygène d'une part, dans la production d'acide carbonique d'autre part, deux phénomènes absolument distincts, sans rapport l'un avec l'autre ni avec les phénomènes d'activité du muscle. Mes expériences m'ont montré, en effet, qu'il n'y a pas de rapport constant entre CO^2 et O^2 et qu'à l'état de repos, ce rapport peut être indifféremment plus petit que 1, égal à 1 ou plus grand que 1. Ainsi, dans deux expériences faites dans des conditions identiques, sur les deux pattes de deux grenouilles différentes, mais, de même taille, il m'est arrivé d'obtenir les résultats suivants :

	Oxygène absorbé.	CO^2 dégagé.
Exp. I.	$0^{cc},220$	$0^{cc},269$
Exp. II.	$0^{cc},226$	$0^{cc},167$

Ainsi, dans le premier cas, $\frac{CO^2}{O^2} > 1$ et dans le second $\frac{CO^2}{O^2} < 1$.

De telles différences sont certainement placées sous l'influence de causes bien déterminées. J'ai cherché à les établir à l'aide de plusieurs séries d'expériences destinées à me

renseigner sur les relations qui existent entre l'activité des absorptions et des exhalaisons gazeuses du muscle isolé et l'activité de ses propriétés physiologiques survivantes. J'exposerai d'abord les expériences qui avaient pour but essentiel de démêler la signification générale du dégagement d'acide carbonique et dont les résultats d'ensemble sont exprimés dans les propositions suivantes :

1° La quantité totale d'acide carbonique dégagée par un muscle placé dans l'air n'a aucun rapport avec les phénomènes d'activité physiologique dont le muscle isolé est encore le siège ;

2° Seule, la quantité d'oxygène absorbée est en relation avec les phénomènes physiologiques des muscles.

Les faits qui justifient ces propositions appartiennent à plusieurs catégories d'expériences visant en même temps d'autres points. Je me bornerai à citer maintenant celles qui se rapportent plus spécialement de l'objet actuel.

Expérience X. — On prépare les six pattes de trois grenouilles de même taille, et on les introduit chacune, sous le mercure, dans une cloche contenant un volume d'air connu ; les six cloches sont placées dans des étuves à des températures différentes. Au bout d'une heure et demie, on retire les pattes et on analyse les gaz en recherchant seulement la quantité d'acide carbonique produite. Voici les résultats obtenus :

Température.	Acide carbonique dégagé. cc.
A 17°	0,170
28°	0,389
36°	0,438
50°	0,691
62°	0,745
70°	0,776

Si l'on ne considérait que les chiffres inscrits dans ce tableau, et si, selon la manière de voir de la plupart des physiologistes, le dégagement de ce gaz était pris comme témoin de l'activité des phénomènes physiologiques, on serait

amené à cette conclusion absurde que c'est quand le muscle est tué par la chaleur qu'il a la plus grande activité physiologique.

Expérience XI. — La même expérience est répétée en faisant, cette fois, le dosage de l'oxygène seulement. Les résultats obtenus sont bien différents, comme l'indique le tableau suivant :

Température.	Oxygène absorbé.
	cc.
A 15°,0	0,210
21°,0	0,296
27°,0	0,480
33°,5	0,477
37°,0	0,418
42°,0	0,105

Ainsi, la quantité d'oxygène absorbée par le muscle croît d'une manière considérable jusqu'à un certain degré qui est l'optimum (vers 33°) ; elle décroît ensuite brusquement si la température continue à s'élever. Au delà de 42°, température incompatible avec la conservation de l'excitabilité du muscle, l'absorption de l'oxygène cesse bientôt complètement.

D'après ces deux expériences, qui ont été répétées plusieurs fois avec le plus grand soin, toujours avec les mêmes résultats, il y a désaccord complet entre les indications fournies par les quantités d'acide carbonique exhalées et celles d'oxygène absorbées. La quantité d'acide carbonique totale dégagée par un muscle isolé du corps ne saurait donc être prise pour la mesure de l'activité physiologique de ce muscle. L'absorption de l'oxygène est seule liée étroitement à la manifestation de cette activité, l'absorption étant au maximum quand l'activité musculaire bat son plein, au minimum quand celle-ci est éteinte ou sur le point de s'éteindre.

PART RESPECTIVE QUE PRENNENT LES ACTIONS PUREMENT PHYSIQUES ET LES ACTIONS PHYSIOLOGIQUES AU DÉGAGEMENT D'ACIDE CARBONIQUE.

Je viens de démontrer que la quantité totale d'acide carbonique dégagée par un muscle isolé du corps n'a aucun rapport avec les phénomènes d'activité vitale dont il est encore le siège. J'ai à faire voir maintenant que cet acide carbonique provient de deux sources :

1° D'un phénomène purement physique : dégagement de l'acide carbonique préformé et contenu dans le muscle à l'état de dissolution ou de combinaison très instable;

2° D'un phénomène physiologique : production d'acide carbonique sous l'influence de l'activité vitale du muscle ;

La première proposition est établie par les faits suivants :

A. *Le muscle mort, comme par exemple le muscle tué par la chaleur, dégage encore de l'acide carbonique.*

Expérience XII. — Une patte de grenouille débarrassée de sa peau est plongée dans l'eau à une température déterminée et pendant un temps suffisant pour tuer les muscles. On retire ensuite la patte et on l'introduit dans une cloche placée sur le mercure et contenant un volume d'air connu. On l'y laisse une heure et demie, puis on la retire et on analyse le gaz. On voit alors que cette patte n'a pas absorbé d'oxygène, mais a dégagé de l'acide carbonique. Voici un tableau qui renseigne sur les quantités de ce gaz dégagées par plusieurs pattes de grenouille soumises préalablement à des températures différentes pendant le même temps. Deux expériences ont été faites en remplaçant l'air par de l'azote, afin de montrer que le phénomène se produit aussi bien en l'absence d'oxygène.

	Exp. I	Exp. II	Exp. III	Exp. IV
Nature du gaz dans lequel la patte a été mise	Air	Azote	Air	Azote
Température à laquelle la patte a été soumise	50°	53°	70°	90°
Durée de l'action de la température	15′	15′	15′	15′
Quantité d'acide carbonique dégagée	0cc,33	0cc,20	0cc,16	0cc,096

Ces chiffres montrent bien que le muscle tué par la chaleur produit en effet de l'acide carbonique, mais qu'il en dégage d'autant moins que la température à laquelle on l'a préalablement soumis a été plus élevée. J'ai observé que la durée du chauffage exerce une influence analogue à celle de son intensité. En effet, dans les expériences faites pour étudier cette influence, j'ai toujours constaté que la quantité d'acide carbonique se montre d'autant plus faible que l'action de la chaleur a été plus prolongée. Les expériences citées antérieurement et relatives à l'absorption d'oxygène par le muscle cuit, donnent la démonstration de ce fait.

D'après ces résultats, le muscle dégagerait d'autant moins d'acide carbonique qu'on en a au préalable chassé davantage par la chaleur. Cette interprétation appelle une démonstration directe. L'expérience suivante ajoute ses enseignements à ceux qu'on trouve déjà dans quelques-unes de mes expériences antérieures.

B. *La quantité d'acide carbonique dégagée par un muscle isolé du corps est d'autant plus grande qu'on le soumet, pendant le dégagement, à une température plus élevée.*

Expérience XIII. — Six pattes de grenouilles de même taille sont mises dans six cloches placées sur le mercure et contenant des volumes égaux d'air ou d'azote. On les soumet, dans des étuves, à des températures différentes. Au bout d'une heure et demie,

on analyse les gaz. Voici les résultats d'une expérience faite sur six pattes placées dans l'azote :

Température.	Acide carbonique dégagé. cc.
A 17°	0,150
28°	0,218
36°	0,310
50°	0,567
62°	0,656
70°	0,694

C. *Un muscle encore vivant, isolé du corps, dégage d'autant plus d'acide carbonique qu'il en contient une plus grande quantité préformée dans son intérieur.*

Expérience XIV. — Pour démontrer ce fait, je sépare les deux pattes d'une grenouille au niveau du pubis en les laissant recouvertes de leur peau. Je tétanise l'une jusqu'à épuisement pendant 15 à 20 minutes ; l'autre reste au repos. Au bout de ce temps j'enlève la peau des deux pattes et je les fais passer dans deux cloches contenant deux volumes sensiblement égaux et connus d'air. Au bout d'une heure et demie, j'analyse les gaz. Voici les résultats obtenus dans trois expériences :

		Oxygène absorbé. cc.	CO^2 dégagé. cc.
Exp. I.	Patte normale	0,221	0,255
	— fatiguée	0,200	0,424
Exp. II.	— normale	0,222	0,303
	— fatiguée	0,194	0,401
Exp. III.	— normale	0,220	0,269
	— fatiguée	0,183	0,357

Ainsi, dans chaque expérience, la quantité d'oxygène absorbée est plus faible dans la patte tétanisée préalablement, ce qui est bien en rapport avec la diminution de l'excitabilité dans ce membre. Au contraire, la quantité d'acide carbonique dégagée a augmenté d'une manière considérable. Ce résultat est facile à comprendre, si l'on considère que cette patte avait été tétanisée et que l'acide carbonique produit pendant le travail s'était accumulé dans les muscles. Il y avait donc une plus grande quantité d'acide carbonique préformée dans ce membre que dans l'autre.

En résumé, les résultats de ces diverses expériences montrent que le muscle mort dégage de l'acide carbonique et que certaines conditions (chaleur, accumulation de gaz) exercent sur le dégagement la même action que dans le cas d'une simple solution d'acide carbonique. On est donc bien là en présence d'un phénomène d'ordre purement physique.

Quant à la seconde proposition énoncée au commencement de ce paragraphe, c'est-à-dire la participation de l'activité physiologique du muscle à la production de l'acide carbonique, elle est établie par toute une série d'expériences exposées dans la suite de ce travail. J'en donnerai d'abord une démonstration directe par le fait suivant :

D. *Un muscle placé dans l'air dégage plus d'acide carbonique qu'un muscle identique* (le muscle similaire du même animal) *placé dans un gaz inerte et privé complètement d'oxygène.*

Expérience XV. — Les deux pattes d'une même grenouille sont introduites dans deux cloches placées sur le mercure et contenant deux volumes égaux de gaz, air dans l'une, hydrogène dans l'autre. Elles sont ainsi placées dans les mêmes conditions, à la même température. La nature seule du gaz diffère. On les y laisse une heure et demie, après quoi on les retire et on analyse les gaz. Voici les résultats obtenus dans plusieurs expériences analogues :

	ACIDE CARBONIQUE DÉGAGÉ		DIFFÉRENCE
	dans l'air.	dans l'hydrogène.	
Exp. I.	0,182	0,113	0,069
Exp. II.	0,180	0,137	0,043
Exp. III	0,302	0,208	0,094
Exp. IV.	0,210	0,149	0,061

Il y a donc une certaine quantité d'acide carbonique dé-

gagée en plus dans l'air, et elle est due à l'action de l'oxygène sur le muscle, ou, en d'autres termes, elle résulte des phénomènes d'activité de ce dernier.

Je puis donc conclure qu'il existe bien réellement un *phénomène respiratoire* dans les muscles extraits du corps et placés dans l'air. Hermann nie l'existence de ce phénomène, en disant que l'absorption d'oxygène d'une part, la production d'acide carbonique d'autre part, sont deux phénomènes totalement indépendants et sans rapports constants l'un avec l'autre. Cette raison, qui est fort juste si l'on considère le phénomène comme Hermann l'a fait, c'est-à-dire en envisageant la totalité de l'acide carbonique produit par le muscle, n'a plus sa raison d'être si l'on déduit de cette quantité totale la part qui revient aux actions purement physiques, part qui ne suit en aucune manière les variations de l'activité musculaire. Si, en effet, l'on envisage ainsi le phénomène, on ne se trouve jamais en présence des discordances signalées précédemment entre les indications fournies par les quantités d'oxygène absorbées d'une part, et celles d'acide carbonique produites d'autre part. Ces quantités varient toujours dans le même sens et donnent toujours des indications identiques. On trouvera la démonstration complète de cette assertion dans les expériences qui suivent sur le travail musculaire et sur l'action de la température sur les échanges gazeux du muscle dans l'air.

Ces faits montrent que c'est bien à tort que la plupart des physiologistes ont considéré comme un quotient respiratoire le rapport $\frac{CO^2}{O^2}$ de l'acide carbonique *total* dégagé par le muscle, à l'oxygène absorbé; nous avons vu en effet que ce rapport n'a aucune signification physiologique.

En résumé, je conclurai de cette série d'expériences :

1° La quantité totale d'acide carbonique dégagée par un muscle extrait du corps n'est pas en relation avec les phénomènes physiologiques et ne saurait être prise comme

mesure de leur activité. Seule, la quantité d'oxygène absorbée peut être utilisée dans ce but.

2° La quantité totale d'acide carbonique dégagée par un muscle provient de deux sources :

a. D'un phénomène purement physique : dégagement de l'acide carbonique préformé dans le muscle.

b. D'un phénomène physiologique : production d'acide carbonique sous l'influence de l'activité vitale du muscle.

3° Il se produit, dans un muscle placé dans l'air, un véritable phénomène de respiration.

ÉCHANGES GAZEUX DES MUSCLES A L'ÉTAT DE REPOS ET A L'ÉTAT DE TRAVAIL.

Matteucci a vu le premier qu'un muscle placé dans l'air absorbe une plus grande quantité d'oxygène et dégage plus d'acide carbonique lorsqu'on le fait travailler (1). J'ai déjà parlé au commencement de ce chapitre de l'hypothèse que fit Du Bois-Reymond sur ces phénomènes : Cette augmentation dans l'absorption d'oxygène serait due à ce que le muscle en se contractant, met sans cesse sa surface en contact avec de nouvelles couches d'air. Hermann (2) et Danilewsky (3) ont cherché à montrer la réalité de cette hypothèse. D'après les expériences de ces deux physiologistes, un muscle agité simplement dans l'air, se conduirait vis-à-vis de l'oxygène comme un muscle à l'état de travail. J'ai répété ces expériences, mais en évitant certaines causes d'erreur dont les auteurs précédents ne se sont pas préoccupés. La principale est d'avoir mis des muscles dans une atmosphère qui n'était mesurée qu'à la fin de l'expérience.

Mes expériences ont été faites comparativement sur les deux pattes d'une même grenouille, placées dans des cloches, sur le mercure, et contenant des volumes d'air sensible-

(1) Matteucci, *Recherches sur les phénomènes physiques et chimiques de la contraction musculoire*. (*C. R.*, XLII, 1856.)

(2) L. Hermann, *Unters. über den Stoffwechsel der Muskeln*. Berlin, 1867.

(3) Danilewsky, *Centralbl. f. med. Wiss.*, 1874, p. 721.

ment égaux et rigoureusement mesurés auparavant. Les pattes sont préparées comme dans les expériences précédentes ; l'une est laissée en repos ; la cloche renfermant l'autre patte est saisie avec une longue pince et agitée fortement. Il faut surtout éviter de prendre la cloche avec les doigts pour pratiquer cette agitation, car, par ce procédé, on échauffe l'air de la cloche et par suite le muscle ; je montrerai plus loin qu'une élévation de température de deux ou trois degrés suffit pour augmenter notablement l'absorption d'oxygène et la production d'acide carbonique. — Au bout d'une heure à une heure et demie, les gaz sont analysés. Voici les résultats obtenus dans deux expériences :

Expérience I. 26 janvier 1895. — Une patte est agitée fortement pendant 40 minutes. L'expérience dure 1 h. 10 minutes. Température pendant l'expérience 18°.

	Volume primitif de l'atmosphère.	Volume après l'expérience.	Oxygène avant l'expérience.	Oxygène après l'expérience.	Oxygène absorbé.	CO^2 dégagé.
	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.
Patte agitée.....	12,708	12,814	2,660	2,484	0,176	0,297
— en repos....	12,760	12,841	2,671	2,497	0,174	0,292

Expérience II. 23 janvier 1895. — Une patte est agitée pendant 40 minutes ; durée de l'expérience : une heure et demie. Température 18°.

	Volume primitif de l'atmosphère.	Volume après l'expérience.	Oxygène avant l'expérience.	Oxygène après l'expérience.	Oxygène absorbé.	CO^2 dégagé.
	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.
Patte agitée.....	12,230	12,215	2,560	2,294	0,266	0,273
— en repos....	12,218	12,236	2,557	2,286	0,271	0,274

Dans ces deux expériences, l'agitation a été incomparablement plus considérable que pendant le travail musculaire, et cependant il ne s'est produit aucune modification dans les échanges gazeux des muscles agités. Du reste on peut démontrer encore d'une autre manière que l'hypothèse de Du Bois-Reymond est inadmissible. Si l'on fait travailler un muscle en le tétanisant d'une manière continuelle, on voit augmenter notablement les proportions d'oxygène absorbé et d'acide carbonique produit, bien que, dans ce cas, l'agitation du muscle soit nulle ou à peu près.

La véritable cause de l'augmentation de l'absorption de l'oxygène doit être cherchée dans l'augmentation de l'activité du muscle.

Je passerai maintenant aux expériences ayant pour but l'étude des échanges pendant l'état de travail.

J'ai déjà indiqué plus haut comment il faut considérer la quantité totale d'acide carbonique dégagée par le muscle et comment on doit envisager le rapport $\frac{CO^2}{O^2}$.

Je ferai l'application de ces principes dans l'interprétation des expériences qui suivent.

Ces expériences ont été faites sans précautions d'asepsie, mais dans des conditions qui mettent à l'abri des causes d'erreur dues à la putréfaction, c'est-à-dire pendant un temps assez court variant de une heure à une heure et demie (voir page 98).

Une difficulté est l'impossibilité de faire deux expériences comparatives sur un même muscle ; en effet, un muscle n'est pas comparable à lui-même à deux moments différents. J'ai donc dû m'adresser à deux muscles similaires d'un même animal, les deux pattes d'une même grenouille, par exemple.

D'autre part, il était nécessaire de comparer simultanément, dans chaque expérience, 4 muscles mis dans les conditions suivantes :

a. Muscle en repos dans l'air.
b. — en travail —
c. — en repos dans un gaz inerte.
d. — en travail —

Cette comparaison était indispensable pour arriver à connaître le rapport $\frac{CO^2}{O^2}$. J'ai donc dû m'adresser à deux animaux différents. Pour avoir des muscles aussi semblables que possible, j'ai pris des grenouilles de même taille, soumises depuis longtemps aux mêmes conditions (1). On peut constater sur de telles grenouilles, que les pattes absorbent sensiblement la même quantité d'oxygène et dégagent à peu près la même quantité d'acide carbonique. D'ailleurs, les échanges gazeux varieraient-ils d'une grenouille à l'autre, que cela nous importe peu. Il suffit qu'ils soient exactement identiques dans les deux pattes du même animal, et c'est ce qui a lieu si ces deux pattes sont mises exactement dans les mêmes conditions expérimentales. Souvent, j'ai obtenu des chiffres d'oxygène et d'acide carbonique ne différant que de $0^{cc},001$ ou $0^{cc},002$ pour les deux pattes de la même grenouille. Cela connu, et pour éviter les erreurs possibles dues aux différences individuelles, j'ai fait varier la disposition des pattes dans les expériences, les deux membres d'un animal correspondant à *a* et *c*, ou bien à *a* et *d*, ou encore à *a* et *b*. Dans ces conditions, les résultats restent toujours les mêmes, quelle que soit la disposition adoptée.

Une autre cause d'erreur réside dans la difficulté de faire travailler deux muscles d'une manière identique, l'un dans l'air, l'autre dans un gaz inerte. Je montrerai, dans une autre série d'expériences, que le muscle se fatigue plus vite dans l'hydrogène que dans l'air. Pour que le travail soit le même pour les deux muscles, il est nécessaire que les excitations ne soient pas trop fréquentes, ni d'une trop longue

(1) Ces grenouilles, capturées au même moment, étaient restées depuis ce temps dans le même bassin, en plein air. On sait quelle est l'influence de ces conditions sur l'excitabilité des nerfs et des muscles de ces animaux.

durée. De plus, il ne faut pas que la durée du travail dans les deux muscles dépasse 10 à 15 minutes en général (1). — Passé ce temps, on voit les contractions devenir plus faibles dans l'hydrogène que dans l'air.

Voici le dispositif que j'ai employé pour ces expériences :

On introduit, dans 4 cloches placées sur le mercure, 4 volumes soigneusement mesurés et sensiblement égaux de gaz, deux volumes d'air et deux volumes d'hydrogène ou d'azote. Deux de ces cloches portent une électrode de platine (A, fig. 35). Cela fait, on choisit deux grenouilles de même taille ; on prépare les pattes comme dans les expériences précédentes , puis on les fait passer dans les 4 cloches en ayant soin de ne pas introduire de bulles d'air avec elles. On a soin d'autre part de les disposer de manière qu'elles ne s'appliquent pas contre les parois de la cloche et que toute leur surface soit en contact avec l'air ou l'hydrogène. Deux d'entre elles sont en relation, d'une part avec le mercure et d'autre part avec l'électrode de platine.

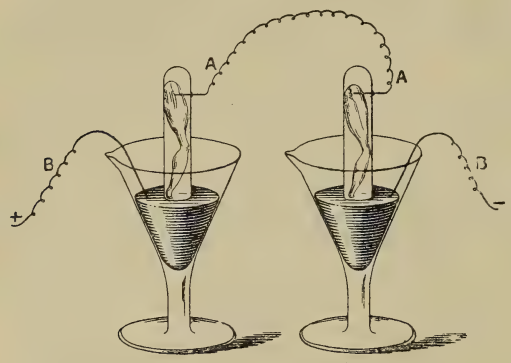


Fig. 35.

Les deux électrodes sont reliées ensemble, puis on plonge dans le mercure des deux vases qui supportent les deux cloches, deux fils conducteurs reliés à un appareil d'induction. Les excitations sont déterminées par un interrupteur placé sur le trajet du circuit. On voit donc que, par suite de cette disposition, les muscles sont soumis à des excitations égales en nombre et en intensité. Quant à la quantité

(1) Il est facile de rester dans ces conditions en ne déterminant dans les deux muscles qu'une contraction ou un tétanos très court toutes les minutes ou toutes les deux minutes.

de travail produite, elle est variable d'une expérience à l'autre, et ne peut être appréciée, le muscle travaillant à vide. Il ne nous importe du reste que de savoir qu'elle est la même pour les deux muscles dans une même expérience. La durée de ces expériences a été de 40 minutes à une heure.

Quand on a jugé le travail suffisant, les 4 pattes sont retirées, puis les gaz analysés. Voici les résultats de quelques expériences :

Expérience I. 30 janvier 1894. — Disposition des pattes dans les cloches :

Grenouille n° 1 { Une patte en repos dans l'air.
— en travail —

Grenouille n° 2 { Une patte en repos dans un gaz inerte.
— en travail —

L'expérience dure une heure 10 minutes. Température pendant l'expérience : 18°.

Analyse des gaz.

		Volume primitif de l'atmosphère.	Volume après l'expérience.	Oxygène avant l'expérience.	Oxygène après l'expérience.	Oxygène absorbé.	CO^2 dégagé.
		cc.	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.
Air.....	Repos...	13,441	13,548	2,813	2,594	0,219	0,340
	Travail..	13,479	13,705	2,821	2,524	0,297	0,543
Azote...	Repos...	13,27	13,528	»	»	»	0,244
	Travail..	13,544	13,890	»	»	»	0,341

Les faits suivants ressortent de cette expérience :

1° Le muscle en repos dans l'air dégage plus d'acide carbonique que le muscle en repos dans l'azote, fait dont j'ai déjà parlé :

$$0,340 - 0,244 = 0^{cc},096.$$

Cette différence est encore plus accentuée entre les deux muscles à l'état de travail :

$$0,543 - 0,341 = 0^{cc},202.$$

2° L'excès d'acide carbonique produit pendant le travail par un muscle placé dans l'azote est plus faible que l'excès produit par le muscle similaire travaillant dans l'air.

Excès de CO^2 pendant le travail dans l'azote :

$$0,341 - 0,244 = 0^{cc},097.$$

Excès de CO^2 pendant le travail dans l'air :

$$0,543 - 0,340 = 0^{cc},203.$$

Nous avons là tous les éléments nécessaires pour calculer a valeur du rapport $\frac{CO^2}{O^2}$ à l'état de repos ou de travail.

3° *État de repos.*

Oxygène absorbé $= 0^{cc},219$.
CO^2 produit $= 0,34 - 0,244 = 0^{cc},096$.
Rapport $\frac{CO^2}{O^2} = \frac{0,219}{0,096} = 0,438$.

État de travail.

Oxygène absorbé $= 0^{cc},297$.
CO^2 produit $= 0,543 - 0,341 = 0^{cc},202$.
Rapport $\frac{CO^2}{O^2} = \frac{0,202}{0,297} = 0,68$.

Ainsi, le rapport $\frac{CO^2}{O^2}$ est plus petit que l'unité dans les deux cas, mais il en est plus rapproché à l'état de travail.

Expérience II. 2 février 1894. — Même disposition des pattes que dans l'expérience précédente. Durée de l'expérience : 1 heure. Température : 18°. Le gaz inerte employé est l'hydrogène.

Analyse des gaz.

		VOLUME PRIMITIF de l'atmosphère.	VOLUME après l'expérience.	OXYGÈNE avant l'expérience.	OXYGÈNE après l'expérience.	OXYGÈNE ABSORBÉ	CO^2 DÉGAGÉ.
		cc.	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.
Air.....	Repos...	13,280	13,425	2,780	2,625	0,155	0,309
	Travail..	13,311	13,532	2,786	2,611	0,175	0,427
Hydrog.	Repos...	13,539	13,780	»	»	»	0,267
	Travail..	13,607	13,916	»	»	»	0,333

Ces chiffres confirment les résultats de l'expérience précédente. En effet :

1° Le muscle en repos dans l'air a dégagé $0^{cc},042$ (0,309—0,267) en plus du muscle en repos dans l'hydrogène. La différence est encore plus accentuée pour les deux muscles à l'état de travail : 0,427 — 0,333 = $0^{cc},094$.

2° L'excès d'acide carbonique produit pendant le travail dans l'air est plus grand que l'excès produit pendant le travail dans l'hydrogène.

Excès pendant le travail dans l'air =

$$0,427 - 0,309 = 0^{cc},118.$$

Excès pendant le travail dans l'hydrogène =

$$0,333 - 0,267 = 0^{cc},066.$$

3° Rapport $\frac{Co^2}{o^2}$, *à l'état de repos :*

Oxygène absorbé = $0^{cc},155$.
CO^2 produit = 0,309 — 0,267 = $0^{cc},042$.
$\frac{CO^2}{O^2} = \frac{0,042}{0,155} = 0,27.$

A l'état de travail :

Oxygène absorbé = $0^{cc},175$.
CO^2 produit = 0,427 — 0,333 = $0^{cc},094$.
$\frac{CO^2}{O^2} = \frac{0,094}{0,175} = 0,537.$

Ce rapport s'est rapproché de l'unité à l'état de travail.

Expérience III. 4 février 1894. — Disposition des pattes :

Grenouille n° 1 { Une patte en repos dans l'air.
— — l'hydrogène.

Grenouille n° 2 { Une patte en travail dans l'air.
— — l'hydrogène.

Durée de l'expérience 1 heure. Température 15°.

Analyse des gaz.

		Volume primitif de l'atmosphère.	Volume après l'expérience.	Oxygène avant l'expérience.	Oxygène après l'expérience.	Oxygène absorbé.	CO^2 produit.
		cc.	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.
Repos.	Air.....	13,702	13,730	2,868	2,718	0,150	0,182
	Hydrog..	13,793	13,890	»	»	»	0,113
Travail.	Air.....	13,690	13,857	2,865	2,682	0,183	0,316
	Hydrog..	13,794	13,947	»	»	»	0,200

Résultats :

1° Acide carbonique dégagé en plus dans l'air que dans l'hydrogène :

A l'état de repos =

$$0,182 - 0,113 = 0^{cc},069.$$

A l'état de travail =

$$0,316 - 0,200 = 0^{cc},116.$$

2° Excès d'acide carbonique pendant le travail dans l'air =

$$0,316 - 0,182 = 0^{cc},134.$$

Excès d'acide carbonique pendant le travail dans l'hydrogène =

$$0,200 - 0,113 = 0^{cc},087.$$

3° Rapport $\frac{CO^2}{O^2}$: à l'état de repos :

$$\frac{CO^2}{O^2} = \frac{0,069}{0,150} = 0,46.$$

A l'état de travail :

$$\frac{CO^2}{O^2} = \frac{0,116}{0,183} = 0,64.$$

Expérience IV. 5 février 1892. — Même disposition des pattes que dans l'expérience précédente. Durée de l'expérience 1 heure. Température 16°.

Analyse des gaz.

		Volume primitif de l'atmosphère.	Volume après l'expérience.	Oxygène avant l'expérience.	Oxygène après l'expérience.	Oxygène absorbé.	CO^2 produit.
		cc.	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.
Repos.	Air.....	14,170	14,206	2,966	2,815	0,151	0,180
	Hydrog..	14,055	14,187	»	»	»	0,137
Travail.	Air.....	13,724	13,894	2,872	2,664	0,208	0,387
	Hydrog..	13,632	13,877	»	»	»	0,270

Résultats :

1° Acide carbonique dégagé en plus dans l'air que dans l'hydrogène :

A l'état de repos =

$$0,180 - 0,137 = 0^{cc},043.$$

A l'état de travail =

$$0,387 - 0,270 = 0^{cc},117.$$

2° Excès d'acide carbonique pendant le travail dans l'air :

$$0,387 - 0,180 = 0^{cc},207.$$

Excès d'acide carbonique pendant le travail dans l'hydrogène :

$$0,270 - 0,137 = 0^{cc},133.$$

3° Rapport $\frac{CO^2}{O^2}$: à l'état de repos :

$$\frac{CO^2}{O^2} = \frac{0,043}{0,151} = 0,285.$$

Rapport $\frac{CO^2}{O^2}$: à l'état de travail :

$$\frac{CO^2}{O^2} = \frac{0,117}{0,208} = 0,563.$$

Dans l'interprétation des résultats de ces quatre expériences, j'ai admis que la différence entre les chiffres d'acide carbonique produit par le muscle dans l'air d'une part, et par le muscle similaire dans un gaz inerte, d'autre part, résulte de l'action de l'oxygène sur le muscle et qu'elle représente la portion d'acide carbonique due au phénomène respiratoire dont j'ai parlé antérieurement. Les résultats sont identiques dans les quatre expériences. J'en tirerai les conclusions suivantes :

1° A l'état de repos comme à l'état de travail, un muscle dégage toujours plus d'acide carbonique dans l'air que dans un gaz inerte.

2° La différence entre les quantités d'acide carbonique produites à l'état de repos et à l'état de travail est plus considérable dans un muscle placé dans l'air que dans un muscle placé dans l'hydrogène.

3° Si, par la méthode indiquée dans le paragraphe précédent, on recherche les quantités de gaz produites et absorbées dans le phénomène purement respiratoire, on voit que le rapport $\frac{CO^2}{O^2}$ est toujours plus petit que 1, mais qu'à l'état de travail il se rapproche de l'unité.

VARIATIONS DES ÉCHANGES GAZEUX D'UN MUSCLE ISOLÉ DU CORPS PENDANT LES JOURS QUI SUIVENT SON EXTRACTION.

Des recherches ont déjà été faites par Valentin (1) sur ce sujet. Cet auteur montre :

1° Que les muscles extraits du corps dégagent toujours de l'acide carbonique et absorbent de l'oxygène.

2° Que la proportion de ces deux gaz croît constamment à partir du moment où le muscle est extrait.

3° Qu'il n'y a aucun rapport entre l'oxygène absorbé et l'acide carbonique dégagé.

J'ai déjà parlé des objections que fit Hermann à ces expériences, tout en confirmant l'exactitude de ces dernières. Il est évident que, dans les expériences de Valentin, il y a eu putréfaction des muscles, puisque cet auteur ne s'est pas occupé de cette cause d'erreur, et que, d'autre part, il trouve de l'hydrogène sulfuré, des carbures d'hydrogène dans les gaz dégagés par le muscle.

J'ai montré déjà au commencement de ce chapitre :

1° Quel est le rôle de la putréfaction dans les échanges gazeux du muscle ;

2° Qu'indépendamment de toute putréfaction, le muscle dégage de l'acide carbonique, et que la quantité de ce dernier gaz va en décroissant régulièrement.

Je me suis déjà servi des résultats de l'expérience que je vais décrire et qui montre :

1° Qu'un muscle exempt de microbes absorbe l'oxygène de l'air et qu'il dégage de l'acide carbonique ;

2° Que la quantité d'oxygène absorbée par le muscle va en décroissant régulièrement à partir du moment de son extraction.

Dans cette expérience, j'ai établi la comparaison du muscle placé dans l'air avec le muscle similaire placé dans l'hydrogène; pour qu'elle soit significative, il fallait que

(1) Valentin, *Ueber die Wechselwirkung der Muskeln und der sie umgebende Atmosphäre* (*Arch. f. physiol. Heilkunde*, t. XIV, 1855).

ces deux muscles soient placés dans des conditions absolument identiques et soient soumis aux mêmes manipulations. Il fallait de plus :

1° Extraire aseptiquement les deux mucles et les enfermer dans des flacons stérilisés, renfermant l'un de l'air, l'autre de l'hydrogène ;

2° Analyser chaque jour l'air ou l'hydrogène des flacons ;

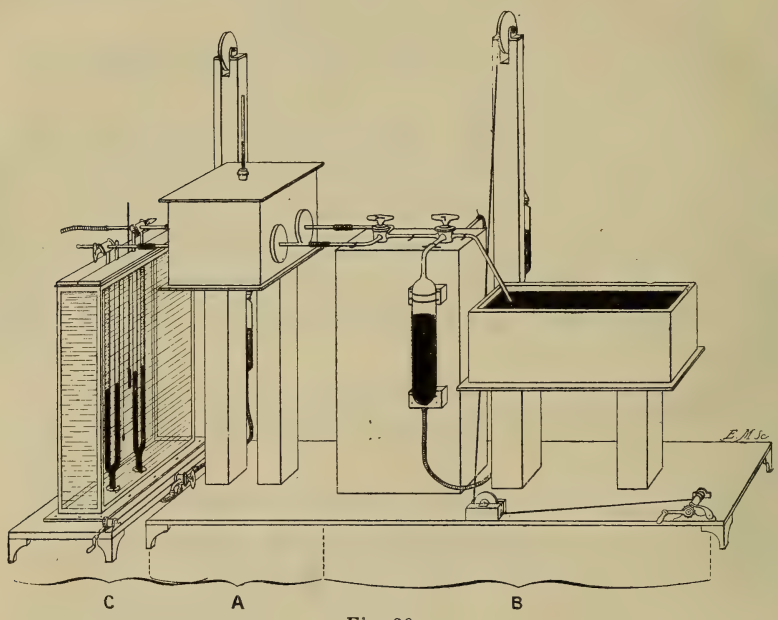


Fig. 36.

3° Renouveler chaque jour ces gaz sans introduire de germes sur les muscles.

Toutes ces conditions ont été réalisées dans l'appareil que je vais décrire, et que la figure 36 montre dans son ensemble.

Cet appareil se compose de trois parties :

A. D'une boîte en zinc remplie d'eau, renfermant deux flacons analogues à celui décrit page 98, et dans lesquels on introduit les muscles en expérience (A, fig. 36);

B. D'un système relié à ces deux flacons et permettant

d'extraire pour l'analyse une partie du gaz de l'un ou de l'autre (B, fig. 36);

C. De deux tubes en U, gradués, reliés aux flacons et fonctionnant comme voluménomètres (C, fig. 36).

A. Pour la description de ces flacons, voir page 98. Ils ont la même capacité; les muscles sont placés dans ces flacons, comme il a été dit page 98, sur un châssis en argent. Une tubulure de chaque flacon est reliée au système B (fig. 36), l'autre à un voluménomètre du système C.

Tous deux sont placés côte à côte dans une cuve en zinc

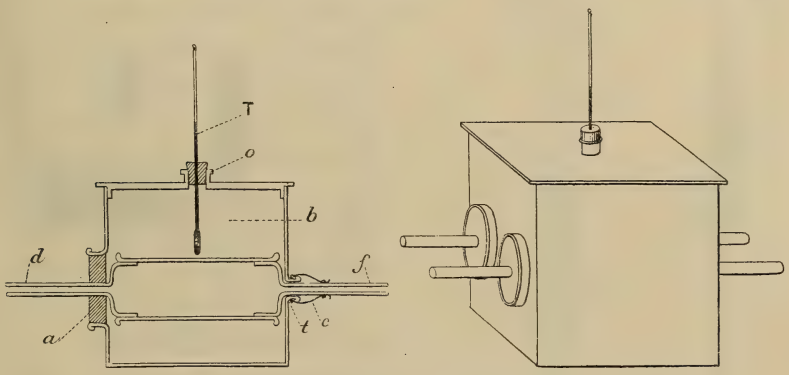


Fig. 37.

remplie d'eau (*b*, fig. 37); quatre ouvertures percées dans deux parois opposées permettent l'introduction des flacons. Deux de ces orifices sont fermés par deux bouchons de caoutchouc *a;* les deux autres, par deux manchons de caoutchouc *c* ligaturés d'une part sur une tubulure *f*, d'autre part sur le tube métallique *t*. La boîte est fermée à la partie supérieure par un couvercle de zinc muni d'un orifice *o*, permettant l'introduction d'un thermomètre T. On connaît ainsi exactement la température de l'eau de la cuve, et par suite du gaz contenu dans les flacons.

B. Système destiné à l'extraction du gaz des flacons. — Il se compose d'un robinet à trois voies *a* (fig. 38) muni de trois branches; deux d'entre elles *b*, *c*, sont reliées aux tubulures *m*, *m'* des flacons; la troisième *e* est reliée au robinet *a'*

ayant deux voies en L et 4 branches, *e*, *f*, *h*, *i*. La branche *h* communique avec une trompe *t*, par un tube de caoutchouc ; la branche *f* est coudée et communique avec

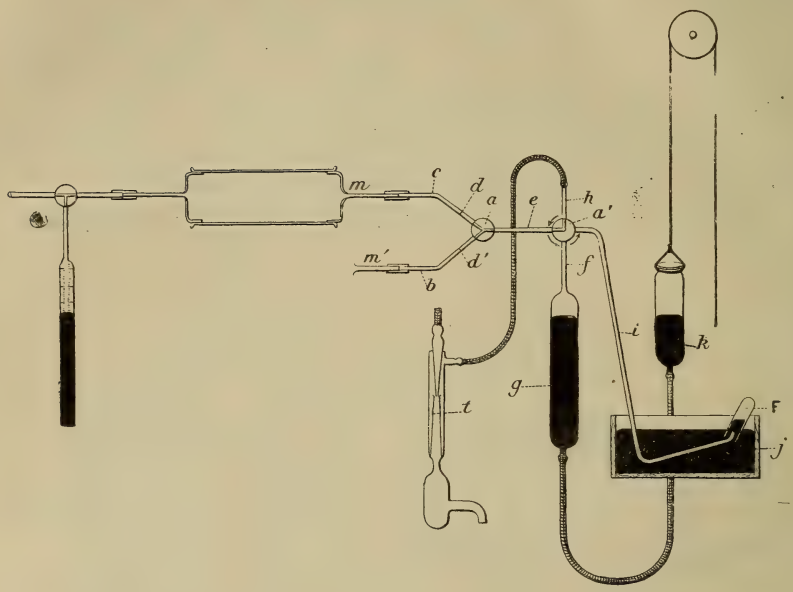


Fig. 38.

un réservoir à mercure *g*, en relation lui-même avec un réservoir *k;* la quatrième branche *i* est un tube à dégagement qui se rend sur la cuve à mercure *j*.

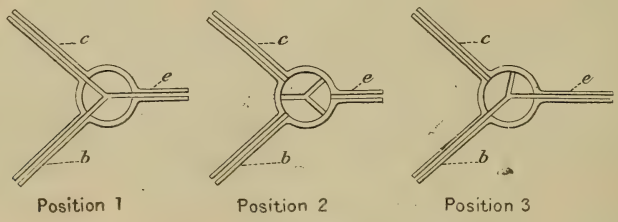


Fig. 39.

La clef du robinet *a* est percée de 3 voies formant entre elles un angle aigu et 2 angles obtus, de telle sorte qu'en la mettant dans les positions 1, 2 ou 3 (fig. 39), on peut à volonté

faire varier les communications entre les branches *e*, *b* et *c*. En combinant le jeu de ce robinet à celui du robinet *a'* on voit (fig. 38) qu'on peut :

1° Établir la communication d'un seul ou des deux flacons à la fois avec la trompe;

2° Établir isolément la communication du réservoir *g* avec l'un ou l'autre des deux flacons.

C. Voluménomètre. — A l'une des tubulures de chaque flacon est adapté un tube en U fonctionnant comme voluménomètre (fig. 40). L'une des branches *b* de ce tube s'ouvre librement à l'air; l'autre *a* porte à son extrémité supérieure un robinet C à 3 voies en T, qui est muni de deux tubulures *d* et *f*. L'une de ces tubulures *d* est en communication avec l'air libre (ou avec un appareil générateur d'hydrogène) ; l'autre, *f*, est en communication avec un des flacons contenant les muscles mis en expérience. La branche *a* porte deux graduations placées côte à côte, l'une en millimètres, l'autre en centimètres cubes et en dixièmes de centimètre cube. Les deux branches *a* et *b* ont exactement le même calibre. — Le tube ainsi constitué est fixé par sa partie *h* sur la plaque *g*. — L'extrémité *k* est reliée à une branche *m* d'un robinet à trois voies, par un tube de caoutchouc. L'autre voluménomètre est relié à la seconde voie *n;* la troisième voie du robinet communique avec le réservoir à mer-

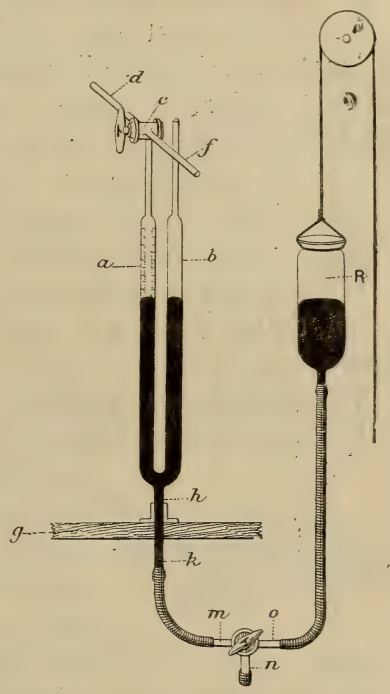


Fig. 40.

cure R, qui, par suite de cette disposition, sert successivement à faire fonctionner les deux voluménomètres. Ces deux derniers sont immergés dans une cuve à eau (fig. 36) dont les parois sont formées par des glaces; il y a en plus dans cette cuve : 1° un thermomètre très sensible; 2° un fil à plomb construit avec crin de cheval très fin et destiné à régler la position du réticule de la lunette.

Les lectures sont faites sur les voluménomètres à l'aide de la lunette décrite avec l'eudiomètre de précision (page 90). Elle est réglée de manière que les 100 divisions de l'arc gradué correspondent à un dixième de centimètre cube. La valeur du millimètre par rapport à l'arc divisé est calculée une fois pour toutes; après chaque lecture une correction est faite sur le chiffre obtenu.

Je passerai sur les autres détails de construction de l'appareil, détails dont on se rendra suffisamment compte sur la figure 36.

Voici maintenant le manuel opératoire :

Les deux muscles étant extraits aseptiquement du corps sont placés dans les deux flacons. Les bouchons de ceux-ci sont lutés extérieurement, puis les deux flacons placés dans la cuve en zinc destinée à les recevoir. Cette cuve est ensuite intercalée dans l'appareil. Les tubulures des flacons sont réunies à l'aide de tubes de caoutchouc, d'une part aux branches *b*, *c* du robinet *a* (fig. 38), d'autre part aux branches horizontales des voluménomètres. Ces ligatures, dont une est représentée ici (fig. 41), sont constituées par un tube en caoutchouc *a* maintenu à chaque extrémité par plusieurs tours de bandes de caoutchouc *b;* le tout est recouvert par un manchon de caoutchouc *c*, ligaturé à ses deux bouts et rempli d'eau. Toute rentrée d'air est ainsi rendue impossible.

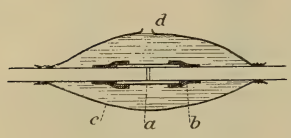


Fig. 41.

Ces ligatures étant terminées, on établit les communications :

1° D'un flacon avec l'air extérieur, et de l'autre avec un appareil générateur d'hydrogène, à l'aide des robinets à trois voies des voluménomètres ;

2° Des deux flacons avec la tubulure intermédiaire *e* (fig. 38), puis avec la trompe *t*. Cette dernière est ensuite mise en marche. On fait ainsi passer un courant d'air dans l'un des flacons, et un courant d'hydrogène dans l'autre (1) ; quand on juge suffisant le balayage ainsi opéré (au bout de 1 heure 1/2 à 2 heures) :

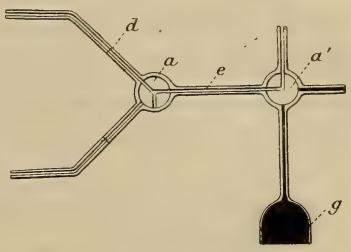


Fig. 42.

1° On tourne le robinet *a* (fig. 42) (sans arrêter le jeu de la trompe), de manière à établir la communication isolée du flacon contenant l'hydrogène, avec la trompe, puis, lorsque le courant a passé quelques instants, on ferme *a'* et on arrête la trompe. On n'a ainsi que de l'hydrogène dans la tubulure *e;* on fait alors communiquer cette dernière avec le réservoir *g*, puis on abaisse *k* (fig. 38). Une certaine quantité d'hydrogène pénètre dans le réservoir (2). — Cela fait, on ferme *a'* (dans le sens de la flèche (fig. 43) ; puis on fait communiquer *g* et *i*, on élève *k*, et le gaz est chassé dans une cloche E, placée sur le mercure ;

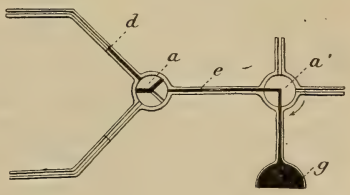


Fig. 43.

2° On élève le réservoir *k* légèrement au-dessus du niveau du robinet *a'* et on établit la communication entre *e* et *g*. Le mercure pénètre dans la branche *e*, puis vient jusqu'au

(1) Pendant le passage de ce courant, on chasse tout l'air d'un voluménomètre pour le remplacer par de l'hydrogène, en élevant et en abaissant le réservoir mobile.

(2) On a préalablement chassé l'air du réservoir *g* et du tube *i* (fig. 42) et tous deux ont été remplis de mercure.

trait de repère *d* (fig. 43) où on l'arrête en fermant le robinet *a*. Les deux robinets sont alors dans la position représentée par la figure 43 ;

3° On abaisse le réservoir *k* (fig. 38), et on fait communiquer isolément le flacon rempli d'air, avec *g*. Le mercure de la branche *e* rentre en *g* avec une certaine quantité d'air. On tourne ensuite *a'* pour établir la communication entre la trompe et le flacon. On fait passer à nouveau un courant d'air rapide pendant quelques instants, puis on répète pour ce flacon les mêmes opérations qui ont été pratiquées pour l'autre. Ensuite, on laisse la pression atmosphérique se rétablir dans le flacon, puis on ferme le robinet du voluméno-

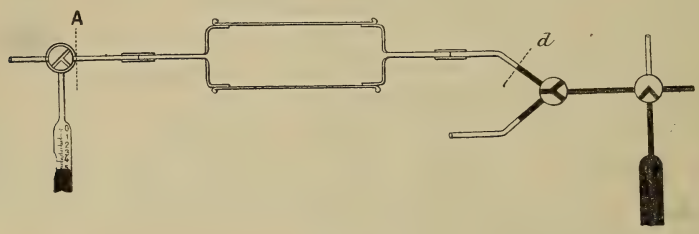


Fig. 44.

mètre. Dans le flacon à hydrogène, la pression atmosphérique est établie à l'aide du voluménomètre correspondant ; l'horizontalité des niveaux du mercure dans les deux branches de ce dernier est établie à l'aide de la lunette, puis le robinet est fermé. L'appareil se trouve alors dans la position représentée par la figure 44.

Cette série d'opérations, bien que paraissant compliquée, se fait en 4 ou 5 minutes. Au moment où l'on ferme le robinet d'un voluménomètre, on note exactement l'heure, la pression atmosphérique et la température de l'eau dans la cuve en zinc. Ces données diffèrent naturellement pour les deux flacons, car on laisse 30 minutes d'intervalle entre le commencement de l'expérience pour chacun d'eux. On voit donc que dans chaque flacon, le volume de gaz contenu entre les parties A et *d* est connu avec exactitude, la capa-

cité de cet espace étant aussi connue (mesurée au voluménomètre).

Les muscles sont laissés pendant 22 heures en contact avec l'atmosphère des flacons. Au bout de ce temps, on procède :

1° A une extraction de gaz pour l'analyse;

2° A la mesure de la variation de volume subie par le gaz des flacons;

3° Au renouvellement de l'atmosphère du muscle.

1° Extraction du gaz pour l'analyse et mesure de la variation de volume. — On commence par l'extraction de l'hydrogène. Le voluménomètre restant fermé, le flacon est mis en communication avec le réservoir *g* (fig. 38), après avoir baissé *k* au-dessous du niveau de *a'* (1). Une certaine quantité d'hydrogène est recueillie en *g*, puis chassée dans une éprouvette placée sur le mercure. On fait alors rentrer le mercure jusqu'au trait de repère *d*, et on ferme le robinet *a*. On répète la même opération pour le flacon contenant de l'air;

2° Mesure de la variation de volume. — Les robinets des voluménomètres restant toujours fermés, on met à la pression atmosphérique le gaz qu'ils contiennent, et on lit à la lunette la division à laquelle se trouve le ménisque de mercure. Cela fait, on ouvre les deux robinets des voluménomètres, puis on rétablit à nouveau la pression atmosphérique. On lit la nouvelle division où est venu se placer le ménisque de mercure, et on note en même temps la pression atmosphérique et la température de l'eau de la cuve en zinc.

La différence des deux volumes lus à chaque voluménomètre indique la valeur de la variation du volume du gaz introduit primitivement dans le flacon correspondant. Cette variation de volume se compose :

a. De la variation due aux échanges gazeux du muscle;

(1) On aspire plusieurs fois de suite une certaine quantité de gaz dans le réservoir *g*, puis on le chasse à nouveau dans le flacon, dans le but de bien mélanger au restant du gaz celui des portions capillaires.

b. De la variation due aux changements de température et de pression;

c. De la variation due à l'extraction d'un certain volume de gaz pour l'analyse.

Cette dernière est connue et donnée très exactement par l'analyse. La variation *totale* de volume étant connue, on arrivera à connaître, par les calculs suivants, le volume du gaz contenu dans un flacon à la fin de l'expérience :

1° De la variation totale de volume observée au voluménomètre, on retranche le volume du gaz analysé ramené à la température t et à la pression H, notées au moment des lectures. On obtient ainsi la variation de volume v due à l'ensemble des deux premières causes énoncées plus haut;

2° Le volume du gaz introduit primitivement est ramené à la température t et à la pression H;

3° On ajoute à ce volume (somme algébrique) la variation de volume v calculée plus haut, on a ainsi le volume de gaz contenu dans le flacon à la fin de l'expérience, à la température t et à la pression H. On ramène ce volume à 0° et à 760 millimètres. A l'aide de la portion analysée, on trouve facilement la quantité d'oxygène absorbée par le muscle et d'acide carbonique produite.

Quant au volume de gaz introduit dans le flacon au commencement de l'expérience, on l'obtient facilement à 0° et 760 millimètres, si l'on connaît la capacité du flacon entre les points A et *d* (fig. 45) et si l'on a noté la pression et la température au début de l'expérience.

Pour mesurer la capacité du flacon, en tenant compte du muscle, des tampons de coton, etc., on se sert des voluménomètres. Je ne parlerai que sommairement de cette opération qu'on trouve décrite dans les traités de physique : le flacon communiquant avec le voluménomètre, on amène le gaz à la pression atmosphérique, et on lit la division où le mercure vient affleurer (en B, fig. 45). Soit V_1 le volume de la masse gazeuse sous cette pression. — Dans une deuxième opération, on met le gaz en dépression, et

on lit la nouvelle division où vient affleurer le ménisque de mercure (en C). D'autre part, on mesure la hauteur CD de la colonne de mercure déprimante. Soit h cette hauteur et soit V_2 le nouveau volume occupé par la masse gazeuse. Si la pression atmosphérique H a été notée, et si nous sup-

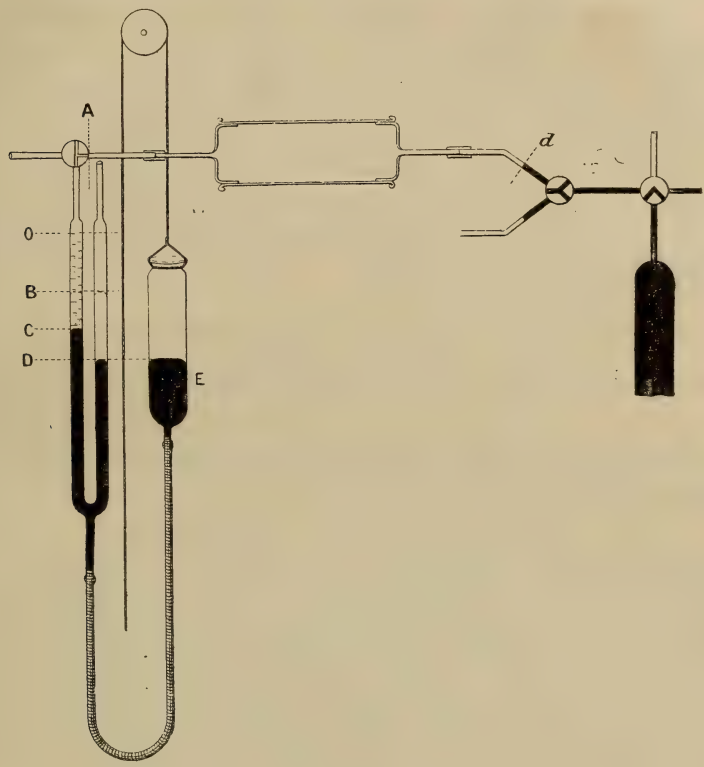


Fig. 45.

posons qu'elle n'a pas varié entre les deux lectures (ce qui arrive toujours, l'opération durant en tout 2 ou 3 minutes), l'équation suivante nous donnera la valeur de V_1 :

$$\frac{V_1}{V_2} = \frac{H-h}{H}$$

Or, $V_2 = V_1 + v$, v étant la différence de volume BC constatée entre les deux lectures ; on tire donc :

$$V_1 = v\,\frac{H-h}{h}$$

De V_1, on retranche la quantité OB, donnée par la graduation du voluménomètre (fig. 45). On connaît ainsi le volume du flacon depuis le trait de repère *d* jusqu'au 0 de la graduation du voluménomètre.

Dans une deuxième mesure, on calcule le volume de l'espace compris entre le robinet H et le 0 de la graduation; cette quantité, retranchée de V_1, nous donne le volume de la masse gazeuse contenue dans le flacon entre *d* et A, c'est-à-dire la capacité du flacon entre ces deux points.

Cette mesure s'effectue avec une grande précision, mieux que par n'importe quel autre procédé. Ainsi dans deux mesures successives de la capacité d'un même flacon, j'ai obtenu les résultats suivants :

1re mesure = 83cc,336
2e — = 83cc,348

. . . . . .

Ce long exposé étant terminé, je vais donner le protocole d'une expérience.

Expérience. 17 avril 1895. — Un chat est tué par section du bulbe, à deux heures. Aussitôt après la mort, on extrait aseptiquement à chaque membre postérieur le faisceau musculaire formé par les muscles demi-tendineux et demi-membraneux, muscles facilement isolables et qu'on détache exactement à leurs points d'insertion sur les os. Ces muscles sont placés dans les flacons stérilisés, puis intercalés dans l'appareil comme il a eté dit ; on fait chaque jour l'analyse du gaz qui entre dans les flacons, et l'analyse du gaz qu'on en extrait à la fin de l'expérience ; l'expérience dure chaque jour pendant 22 heures ; voici les résultats obtenus pendant les 15 jours qui ont suivi l'extraction des muscles :

	MUSCLE PLACÉ DANS L'AIR.		MUSCLE PLACÉ DANS L'HYDROGÈNE	DIFFÉRENCE
	Oxygène absorbé.	Acide carbonique dégagé.	Acide carbonique produit.	de l'acide carbonique produit dans l'air et dans l'hydrogène.
	cc.	cc.	cc.	cc.
1er jour.....	5,00	7,09	4,27	2,82
2e —	3,39	3,23	1,00	2,00
3e —	2,42	1,75	0,42	1,33
4e —	1,83	1,16	0,12	1,04
5e —	1,47	0,86	0,06	0,80
6e —	1,15	0,52	»	0,52
7e —	0,91	0,48	»	0,48
8e —	0,76	0,41	»	0,41
9e —	0,68	0,33	»	0,33
10e —	0,64	0,29	»	0,29
11e —	0,51	0,23	»	0,23
12e —	0,47	0,17	»	0,17
13e —	0,32	0,16	»	0,16
14e —	0,24	0,09	»	0,09
15e —	0,18	0,08	»	0,08

Si nous représentons graphiquement ces résultats, nous voyons (fig. 46) :

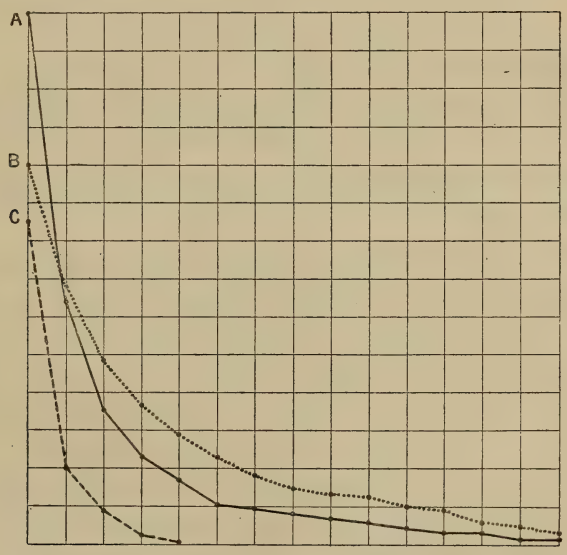


Fig. 46. — A, courbe de l'acide carbonique dégagé dans l'air; B, courbe de l'oxygène absorbé; C, courbe de l'acide carbonique dégagé dans l'hydrogène.

1° Que l'absorption d'oxygène et le dégagement d'acide

carbonique par le muscle isolé du corps décroissent rapidement pendant les premiers jours, puis plus lentement pendant les jours suivants, pour devenir très faibles vers le treizième ou le quinzième jour ;

2° Que la quantité d'acide carbonique dégagée, plus considérable d'abord que la quantité d'oxygène absorbée, décroît plus rapidement que cette dernière, et devient plus faible qu'elle à partir du second jour ;

3° Que la quantité d'acide carbonique dégagée dans

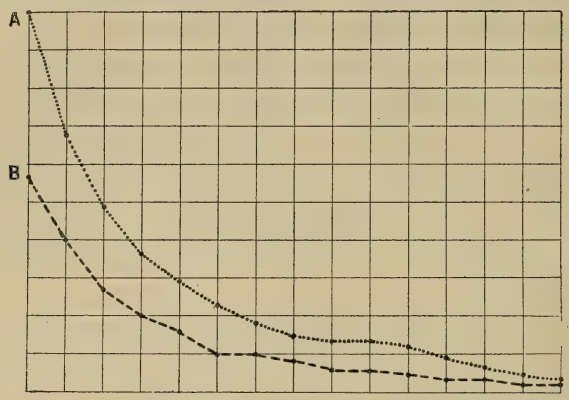


Fig. 47. — A, courbe de l'oxygène absorbé; B, courbe de l'acide carbonique dégagé.

l'hydrogène décroît brusquement, et devient nulle à partir du sixième jour.

Dans une publication antérieure (1), j'ai émis cette hypothèse, que peut-être le muscle dégageait plus d'acide carbonique qu'il n'absorbait d'oxygène le premier jour, parce que, à ce moment, il entrait en rigidité, et qu'il se conduisait comme un muscle à l'état de travail. Cette hypothèse n'a plus sa raison d'être, d'après la série de faits que j'ai exposés, et il devient évident que la seule raison qu'on puisse admettre est que, le premier jour, le muscle dégage la plus grande quantité de l'acide carbonique préformé dans son intérieur. Le fait devient du reste évident si, appliquant les

(1) *Recherches sur la respiration musculaire* (*Arch. de Physiol.*, 1894).

principes exposés dans ce chapitre, on recherche les quantités d'acide carbonique dues à l'action de l'oxygène sur le muscle. Si, à l'aide de ces quantités, indiquées dans le tableau précédent (différence entre l'acide carbonique produit dans l'air et dans l'hydrogène) et à l'aide des quantités correspondantes d'oxygène absorbées, on établit deux courbes (fig. 47), on voit que le muscle absorbe toujours plus d'oxygène qu'il ne dégage d'acide carbonique.

Pour compléter cette expérience, j'ai remplacé, le vingt-unième jour d'expérience, l'hydrogène contenu dans l'un des flacons par de l'air, et j'ai laissé le muscle en contact avec ce dernier pendant vingt-quatre heures, puis j'en ai fait l'analyse au bout de ce temps. Le muscle a absorbé $0^{cc},187$ d'oxygène et dégagé $0^{cc},11$ d'acide carbonique. J'ai parlé déjà, à la page 110, de la signification de ce résultat.

ACTION DES VARIATIONS DE TEMPÉRATURE SUR LES ÉCHANGES GAZEUX DES MUSCLES ISOLÉS DU CORPS.

Des recherches ont déjà été faites sur cette question par M. Regnard (1). Cet auteur a fait le dosage en poids de l'acide carbonique dégagé par des morceaux de viande soumis pendant douze heures à différentes températures. Il trouve que l'optimum du dégagement d'acide carbonique se trouve à 35°. Je ferai à ses expériences les objections suivantes :

1° Il y a eu putréfaction à la surface des muscles et cette putréfaction a atteint une importance d'autant plus considérable que les expériences étaient faites à des températures voisines de l'optimum pour la respiration et la végétation des microbes. J'ai montré que si l'on veut opérer sans asepsie, il faut faire des expériences très courtes, de une heure et demie environ ; or, celles de M. Regnard ont duré douze heures.

2° M. Regnard n'a eu en vue dans ses recherches que la

(1) Regnard, *Rech. exp. sur les var. pathol. des combust. respiratoires.* Thèse. Paris, 1878.

quantité d'acide carbonique dégagée. Or, j'ai démontré dans ce travail que la quantité totale d'acide carbonique dégagée par un muscle ne peut pas être prise pour la mesure de son activité vitale. J'ai donné des expériences montrant précisément que, sous l'action d'une élévation progressive de la température, le muscle peut dégager des quantités régulièrement croissantes d'acide carbonique ; ces expériences avaient une durée de une heure et demie.

J'ai répété ces expériences, mais en recherchant l'action des variations de température : 1° sur l'absorption de l'oxygène ; 2° sur la quantité d'acide carbonique produite dans le phénomène respiratoire seul. Elles ont été faites pendant une courte durée pour éviter la putréfaction.

Je me suis servi, comme dans de nombreuses expériences précédentes, de pattes de grenouille que j'introduisais dans des cloches placées sur le mercure et contenant un volume d'air mesuré d'avance. Dans toutes ces expériences, j'ai eu soin de porter au préalable dans les étuves les cloches contenant les gaz déjà mesurés. Les pattes n'étaient introduites dans les cloches que lorsque le mercure s'était mis en équilibre de température avec l'étuve. Les pattes elles-mêmes étaient maintenues quelques instants à l'étuve, pour éviter que leur introduction dans les cloches ne détermine un abaissement de température ; ce chauffage préalable provoque le dégagement d'une certaine quantité d'acide carbonique contenue dans les muscles ; aussi, les quantités totales de ce gaz dégagées par la suite peuvent être plus ou moins modifiées.

Voici le protocole d'une expérience :

Expérience. — On prend six grenouilles de même taille. On prépare les membres postérieurs comme dans les expériences précédentes ; une patte de chaque grenouille est mise dans une cloche contenant de l'air, l'autre dans une cloche contenant de l'azote. Les douze cloches sont ensuite portées dans des étuves à des températures différentes ; les deux pattes d'une même grenouille placées l'une dans l'air, l'autre dans l'azote, sont soumi-

es à la même température. Au bout d'une heure et demie, les pattes sont retirées et les gaz analysés.

Voici les résultats obtenus :

TEMPÉRATURE.		NATURE du GAZ	VOLUME PRIMITIF de l'atmosphère.	VOLUME après l'expérience.	OXYGÈNE avant l'expérience.	OXYGÈNE après l'expérience.	OXYGÈNE ABSORBÉ.	ACIDE CARBONIQUE TOTAL dégagé.
			cc.	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.
15°	Grenouille I.	Air.....	13,005	12,952	2,722	2,512	0,210	0,126
		Azote.....	13,073	13,152	»	»	»	0,081
21°	— II.	Air.....	12,894	12,803	2,669	2,403	0,296	0,181
		Azote.....	12,571	12,698	»	»	»	0,110
27°	— III.	Air.....	12,645	12,434	2,647	2,167	0,480	0,247
		Azote.....	12,784	12,856	»	»	»	0,108
33 5	— IV.	Air.....	12,910	12,983	2,702	2,225	0,477	0,502
		Azote.....	12,738	13,096	»	»	»	0,330
37°	— V.	Air.....	12,684	12,877	2,655	2,237	0,418	0,560
		Azote.....	12,691	13,074	»	»	»	0,384
42°	— VI.	Air.....	13,010	13,392	2,723	2,618	0,105	0,495
		Azote.....	13,035	13,517	»	»	»	0,480

Si, à l'aide de ces chiffres, nous calculons les quantités d'acide carbonique produites par le phénomène respiratoire seul, le tableau suivant représentera les quantités de gaz absorbées ou dégagées dans ce phénomène :

TEMPÉRATURE	OXYGÈNE ABSORBÉ	CO^2 PRODUIT
	cc.	cc.
15°.....	0,210	0,045
21°.....	0,296	0,071
27°.....	0,480	0,139
33°,5.....	0,477	0,172
37°.....	0,418	0,176
42°.....	0,105	0,015

La figure 48 donne une représentation graphique de ces résultats.

On voit donc que, lorsqu'un muscle (de batracien) est soumis à une température croissante, la quantité d'oxygène

absorbée croît jusqu'à un certain degré qui est optimum ; elle décroît ensuite brusquement si la température continue à s'élever, pour cesser complètement au delà de 42°, température incompatible avec la conservation des propriétés vitales du muscle.

Quant aux quantités d'acide carbonique, on voit qu'elles

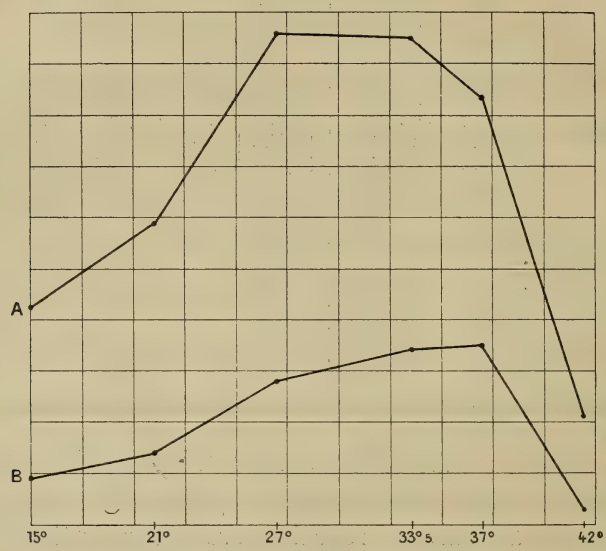


Fig. 48. — A, courbe de l'oxygène absorbé ; B, courbe de l'acide carbonique dégagé.

suivent, à très peu de chose près, les variations des quantités d'oxygène absorbées.

Pour déterminer exactement le point optimum pour les muscles de la grenouille, j'ai dû faire plusieurs expériences en employant les deux membres d'un même animal dans chacune d'elles. Voici les protocoles de trois expériences :

Expérience I. — Une patte est soumise à une température de 36°, l'autre de 32°,3. Durée : une heure et demie.

	VOLUME PRIMITIF de l'atmosphère.	VOLUME après l'expérience.	OXYGÈNE avant l'expérience.	OXYGÈNE après l'expérience.	OXYGÈNE ABSORBÉ.	CO^2 DÉGAGÉ.
	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.
Patte à 36°.....	13,509	13,945	2,827	2,490	0,337	0,646
— 32°,3.....	13,493	13,624	2,824	2,387	0,437	0,596

Expérience II. — Une patte est mise à 33° et une autre à 35°; durée : une heure et demie.

	VOLUME PRIMITIF de l'atmosphère.	VOLUME après l'expérience.	OXYGÈNE avant l'expérience.	OXYGÈNE après l'expérience.	OXYGÈNE ABSORBÉ.	CO^2 DÉGAGÉ.
	cc.	cc.	cc	cc.	cc.	cc.
Patte à 35°.....	13,131	13,284	2,749	2,280	0,460	0,594
— 33°.....	13,192	13,273	2,761	2,283	0,478	0,529

Expérience III. — Une patte est mise à 34°, une autre à 29°; durée : une heure et demie.

	VOLUME PRIMITIF de l'atmosphère.	VOLUME après l'expérience.	OXYGÈNE avant l'expérience.	OXYGÈNE après l'expérience.	OXYGÈNE ABSORBÉ.	CO^2 DÉGAGÉ.
	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.	cc.
Patte à 34°.....	13,147	13,504	2,752	2,277	0,475	0,760
— 29°.....	13,144	13,371	2,751	2,300	0,451	0,606

Si nous représentons graphiquement les résultats de ces trois expériences, nous voyons que l'optimum de l'absorption d'oxygène se trouve à 32 ou 33° (fig. 49).

Quant aux chiffres d'acide carbonique de ces trois expériences, je n'en parlerai pas, puisque je n'ai pas établi de

comparaison avec un muscle placé dans un gaz inerte.

Je n'ai pas encore déterminé la température optima pour l'absorption d'oxygène par les muscles des mammifères, mais les expériences que j'ai faites jusqu'ici m'ont montré que cet optimum est à une température plus élevée que pour

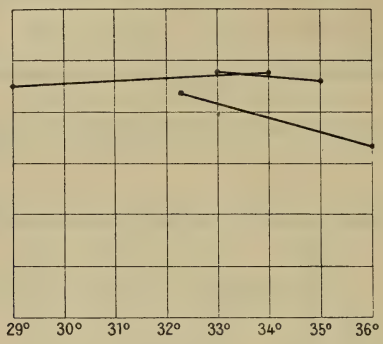


Fig. 49.

les muscles des batraciens, et non à la même température comme l'a dit M. Regnard. Il se trouve aux environs de 38°.

ACTION COMPARÉE DE L'OXYGÈNE ET DES GAZ INERTES SUR L'EXCITABILITÉ MUSCULAIRE.

Les premières recherches sur ce sujet sont dues à Grève (1). Cet auteur vit que des muscles de grenouille placés dans une atmosphère d'oxygène conservent plus longtemps leur excitabilité que des muscles placés dans l'air. L'année suivante, Alex. de Humboldt (2) confirma le fait et vit de plus que le muscle reste plus longtemps excitable dans l'air que dans l'hydrogène, que le cœur de la grenouille et d'autres animaux ayant perdu la propriété de se contracter spontanément dans l'hydrogène, se remet à battre si on le met dans l'oxygène ou dans l'air. Krimer (3) arriva à des

(1) Grève, *Vom Metallreize einem Prüfungsmittel des wahren Todes*. Leipzig, 1796, p. 94.

(2) Alex. von Humboldt, *Versuche über die gereizte Muskel und Nervenfaser*. Berlin, 1797.

(3) Krimer, *Physiologische Untersuchungen*. Leipzig, 1820.

résultats exactement opposés. Pour lui, le muscle meurt plus rapidement dans l'air que dans un gaz inerte, parce que « dans les gaz irrespirables, la force du muscle n'est pas aussi tôt consommée que dans l'air, par l'influence de la respiration ». — Puis Tiedemann (1) et ensuite Liebig (2) confirment les résultats obtenus par Alex. de Humboldt. Hermann (3) répète ces expériences et conclut de ses recherches que l'oxygène n'exerce aucune action sur le muscle et n'a aucune influence sur la conservation de son excitabilité.

J'ai répété toutes ces expériences en inscrivant les phénomènes. J'ai comparé la durée de l'excitabilité dans deux muscles similaires d'un même animal placés dans des conditions absolument identiques, l'un dans un gaz inerte, l'autre dans l'air. Voici la description de l'appareil que j'ai employé :

Le muscle M (fig. 50) est suspendu dans une cloche B fermée par un bouchon de caoutchouc A traversé par quatre tubes : l'un d'eux *a* d'étroit calibre est effilé et recourbé à son extrémité supérieure de manière à venir toucher le sommet de la cloche ; son extrémité inférieure porte un tube de caoutchouc C qui plonge dans le vase D rempli d'eau salée à 7,5 p. 1000. — L'autre tube *b* porte aussi un tube de caoutchouc E plongeant dans le vase D. Ce tube est métallique ; on lui a soudé un fil métallique F relié à un appareil d'induction ; il supporte en outre une potence métallique P à laquelle le muscle est suspendu. Le troisième tube *c*, est dilaté en réservoir R à la partie supérieure ; sa partie inférieure porte un tube de caoutchouc *g* qui se rend au réservoir R'.

R et R' contiennent de l'eau salée. Dans le réservoir R, plonge un flotteur cylindrique en stéarine, suspendu à la

(1) *Müller's Archiv.* 1847, p. 496.

(2) G. Liebig, *Ueber die Respiration der Muskeln.* (*Arch. f. An. u. Phys.*, 1850.)

(3) L. Hermann, *Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln.* Berlin, 1867.

partie inférieure du muscle par un fil métallique *f*. Ce fil traverse complètement le flotteur et vient plonger, au dessous de lui, dans l'eau salée. Cette disposition permet le passage du courant excitateur à travers le muscle, de la potence P à l'eau salée contenue dans le tube *c*.

Le quatrième tube *d*, est un simple tube en U contenant

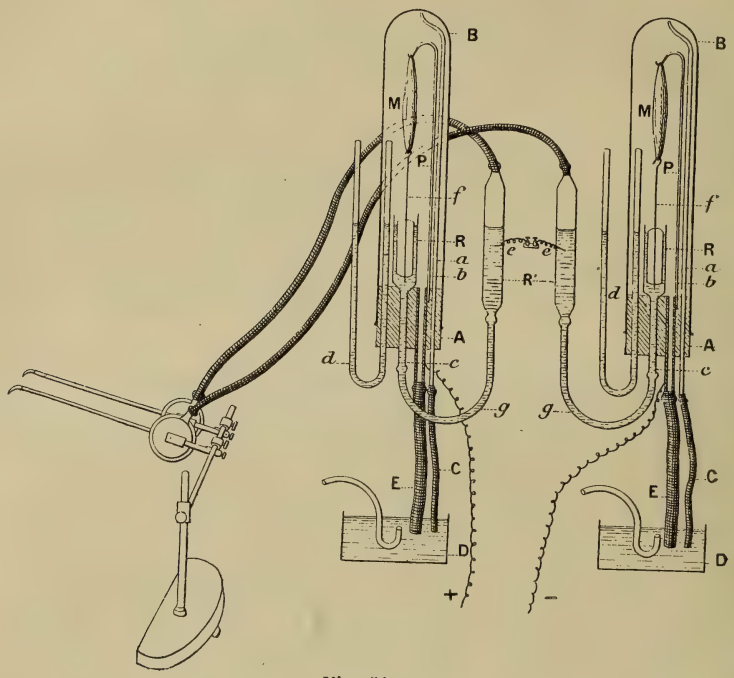


Fig. 50.

de l'eau salée, et destiné à maintenir sensiblement constante la pression à l'intérieur de la cloche. Les deux réservoirs R' contiennent de l'eau salée jusqu'à la même hauteur et sont reliés, par leur partie supérieure, à deux tambours à levier d'égale sensibilité. Chaque réservoir porte une électrode de platine *e* plongeant dans l'eau salée ; elle est réunie à celle de l'autre réservoir. La figure 51 montre comment s'opère le passage du courant dans l'appareil.

Après cette description, on voit de suite que, à chaque contraction du muscle, c'est-à-dire à chaque mouvement

d'élévation du flotteur, le niveau de l'eau salée baissera dans le réservoir R′ et par suite le mouvement du muscle sera enregistré par le tambour à levier. On voit aussi que l'amplitude du mouvement enregistré sera parfaitement en rapport avec la force de la contraction. Voici maintenant comment on se sert de l'appareil :

Les deux muscles, les gastrocnémiens d'une même grenouille, sont mis en place, puis recouverts par les cloches qui sont appliquées et lutées sur les bouchons A, avec du suif. Ensuite, on fait simultanément, pour les deux muscles, les opérations suivantes :

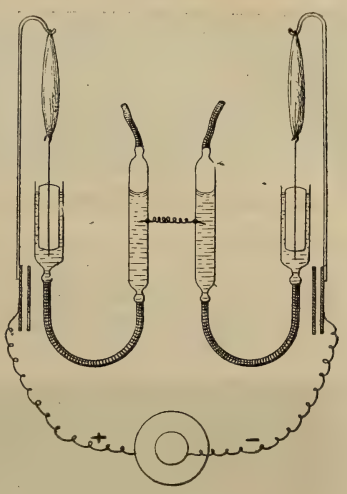


Fig. 51.

1° On place une pince à pression sur le caoutchouc *g* et sur le caoutchouc très court *k* que porte le tube en U *d*.

2° On aspire à l'extrémité du tube C ; l'eau salée du vase D monte dans la cloche et la remplit complètement, et vient finalement dans le tube *a*. Lorsque tout le gaz est sorti de ce dernier, on adapte l'extrémité du tube de dégagement d'un appareil à hydrogène, à l'extrémité du tube C ; l'hydrogène se dégage dans la cloche et chasse l'eau salée dans le vase D. On peut répéter plusieurs fois l'opération pour être sûr que la cloche ne contient que de l'hydrogène. A la dernière opération, une légère couche d'eau est laissée au bas de la cloche, au-dessus du bouchon de caoutchouc.

3° Cela fait, on enlève les pinces placées sur les caoutchoucs *g* et *k*, puis on fait arriver l'eau salée dans le réservoir R jusque vers la partie supérieure du flotteur.

Si les opérations sont faites sur le muscle qui doit rester dans l'air, on fait rentrer de l'air au lieu d'hydrogène dans la cloche, pour refouler l'eau salée qui la remplit.

Les deux fils F et F′ sont enfin reliés à un appareil d'induction. Un interrupteur placé sur le trajet du circuit permet de déterminer les excitations à volonté.

Le tableau suivant expose les résultats de six expériences :

	DURÉE de l'excitabilité dans l'hydrogène pur.	DURÉE de l'excitabilité dans l'air.	DURÉE de la survie dans l'air.
Expérience I.....	23 heures.	54 heures.	31 heures.
— II.....	24 —	29 —	5 —
— III.....	17 —	23 —	6 —
— IV.....	16 —	22 h. 1/2.	6 h. 1/2.
— V.....	24 —	58 heures.	34 heures.
— VI.....	36 —	55 —	19 —

Ainsi donc l'excitabilité persiste plus longtemps dans l'air que dans l'hydrogène. A ce tableau, je joindrai le tracé suivant, montrant avec toute netteté le fait (fig. 52) :

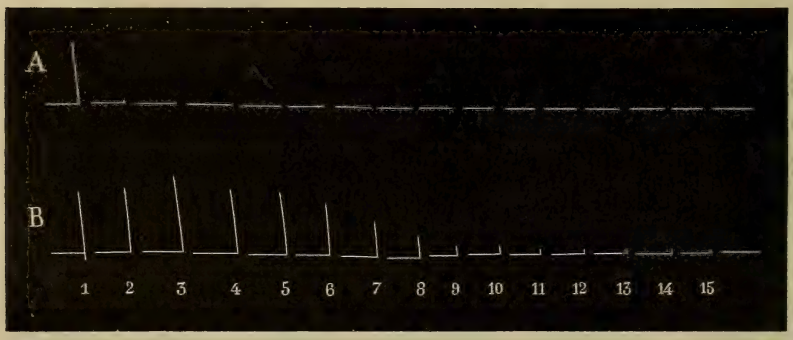


Fig. 52. — A, muscle dans l'hydrogène pur ; B, muscle dans l'air. — Premier jour : 1re contraction, 6 heures du soir. Deuxième jour : 2e contraction, 8 heures ; 3e contraction, 1 heure ; 4e contraction, 7 heures. Troisième jour : 5e contraction, 8 heures ; 6e contraction, 1 heure ; 7e contraction, 7 heures. Quatrième jour : 8e contraction et suivantes jusqu'à 6 heures du soir. Contraction toutes les deux heures.

J'ai voulu savoir d'autre part si, le muscle travaillant d'une manière continue, il se fatigue plus vite dans l'hydrogène que dans l'air. Pour cela j'ai déterminé dans deux muscles placés dans ces gaz, des contractions fréquentes, répétées jusqu'à épuisement complet. J'ai obtenu des tracés absolument nets

(fig. 53), montrant que la fatigue apparaît plus tôt et d'une façon très notable, dans l'hydrogène que dans l'air. Ces expériences ont été faites sur des gastrocnémiens isolés de la grenouille depuis quelques instants seulement.

Dans une autre série d'expériences, j'ai comparé la durée de l'excitabilité dans deux muscles placés l'un dans l'hydrogène pur, l'autre dans une atmosphère d'hydrogène contenant

Fig. 53. — A, muscle dans l'hydrogène pur; B, muscle dans l'air.

une quantité variable d'air. Je n'ai pas employé le même procédé que dans les expériences précédentes, à cause de la difficulté d'introduire dans les cloches un mélange d'hydrogène et d'air exactement connu. Je me suis servi d'un dispositif déjà décrit à propos des échanges gazeux des muscles avec l'air (voir page 124 et fig. 35). On introduit les deux pattes de la même grenouille dans deux cloches munies d'une électrode de platine et placées sur le mercure ; l'une des cloches contient un mélange, préparé à l'avance, d'hydrogène et d'air. Le tableau suivant renseigne sur les résultats obtenus :

	DURÉE de l'excitabilité dans le mélange d'hydrogène et d'air.	DURÉE de l'excitabilité dans l'hydrogène pur.	PROPORTIONS DU MÉLANGE D'HYDROGÈNE ET D'AIR.		DURÉE de la survie dans le mélange d'hydrogène et d'air.
			Hydrogène.	Air.	
			cc.	cc.	
Expérience I.....	36 heures	20 heures	13,9	1,2	16 heures
— II.....	28 —	24 —	15,3	1,3	4 —
— III....	20 —	17 —	15,5	0,48	3 —
— IV.....	25 —	21 —	15,45	0,49	4 —
— V.....	25 —	17 —	14,75	0,5	8 —
— VI.....	26 —	19 —	14,8	0,5	7 —
— VII....	19 h. 1/2	16 h. 1/2	15,5	0,25	3 —
— VIII...	21 heures	17 heures	16,5	0,2	4 —
— IX.....	18 —	16 —	15,8	0,1	2 —
— X.....	21 —	18 —	16,2	0,05	3 —

Ainsi, d'après ces expériences, la présence d'une quantité excessivement faible d'oxygène suffit pour prolonger l'excitabilité (1).

En résumé je conclurai de l'ensemble des expériences de ce paragraphe :

1° L'excitabilité du muscle se conserve plus longtemps dans l'air que dans un gaz inerte.

2° La présence de faibles quantités d'oxygène dans un gaz inerte exerce encore une action sur l'excitabilité.

3° Le muscle en travail se fatigue plus vite dans l'hydrogène que dans l'air.

4° Un muscle devient rigide plus rapidement dans un gaz inerte que dans l'air.

Conclusions du chapitre III. — Il ressort clairement de l'exposé historique que j'ai fait de la question, que l'obscurité où se trouvait cette dernière était due à l'ignorance presque complète des conditions expérimentales. Mes premières recherches ont eu pour but de déterminer ces conditions. En premier lieu, j'ai montré l'influence de la putréfaction sur les échanges gazeux des muscles isolés du corps; puis, isolant cette cause d'erreur dans les expériences, j'ai démontré que, contrairement à l'hypothèse d'Hermann, un muscle extrait du corps et complètement privé de microbes, absorbe de l'oxygène et dégage de l'acide carbonique.

Dans une deuxième série de recherches, j'ai étudié la nature de ces deux phénomènes : absorption d'oxygène par le muscle, et dégagement d'acide carbonique.

Relativement à l'absorption de l'oxygène, j'ai établi les faits suivants :

1° Le muscle cuit n'absorbe plus que des traces d'oxygène ;

2° Le muscle mort par l'extinction naturelle de ses pro-

(1) Je dirai de plus que, dans toutes ces expériences, j'ai toujours vu le muscle placé dans l'hydrogène devenir rigide beaucoup plus vite que le muscle placé dans l'air.

priétés vitales, en un mot le muscle mort et dont la constitution chimique n'a pas été modifiée, n'absorbe plus qu'une faible quantité d'oxygène. On peut établir, à l'aide d'un tel muscle, quelle part relative prennent les phénomènes physiologiques et les phénomènes d'ordre physique à l'absorption de l'oxygène;

3° La quantité d'oxygène absorbée diminue lorsque l'excitabilité diminue.

Ces faits m'autorisent à conclure que l'absorption de l'oxygène par le muscle est une manifestation de la vie et qu'elle peut servir de mesure aux phénomènes d'activité.

Relativement au dégagement d'acide carbonique, j'ai démontré :

1° Que la quantité totale d'acide carbonique dégagée par le muscle extrait du corps n'a aucun rapport avec les phénomènes d'activité dont il est encore le siège. Ces recherches m'ont fait voir que, si l'on suivait les idées admises par la plupart des physiologistes, les quantités d'acide carbonique exhalées par le muscle, indiqueraient souvent une augmentation d'activité, alors que cette activité a diminué;

2° Que le muscle mort, comme le muscle tué par la chaleur, dégage encore de l'acide carbonique;

3° Que la quantité d'acide carbonique dégagée par le muscle est d'autant plus grande qu'on le soumet pendant le dégagement à une température plus élevée;

4° Qu'un muscle encore vivant, isolé du corps, dégage d'autant plus d'acide carbonique qu'il en contient une plus grande quantité préformée dans son intérieur;

5° Qu'un muscle placé dans l'air dégage plus d'acide carbonique qu'un muscle identique placé dans un gaz inerte.

Cette série de faits m'a permis de dire que l'acide carbonique exhalé par le muscle provient de deux sources :

1° D'un phénomène purement physique : dégagement de l'acide carbonique préformé dans le muscle;

2° D'un phénomène physiologique : production d'acide

carbonique sous l'influence de l'activité vitale du muscle.

Ces faits, tout en nous éclairant sur la signification de l'absorption de l'oxygène comparée à celle du dégagement d'acide carbonique, nous montrent aussi que le rapport $\frac{CO^2}{O^2}$ (1) ne saurait être considéré comme un quotient respiratoire et qu'il n'a aucune signification physiologique.

J'ai montré quel parti on pouvait tirer, en utilisant tous les faits cités jusqu'ici, de la comparaison des échanges gazeux de deux muscles similaires placés l'un dans l'air, l'autre dans un gaz inerte. J'ai étudié, à l'aide de cette méthode, les échanges des muscles à l'état de repos et à l'état de travail. Voici les résultats auxquels je suis arrivé :

1° A l'état de repos, comme à l'état de travail, un muscle dégage toujours plus d'acide carbonique dans l'air que dans un gaz inerte ;

2° La différence entre les quantités d'acide carbonique produites à l'état de repos et à l'état de travail, est plus considérable dans un muscle placé dans l'air que dans un muscle placé dans l'hydrogène;

3° Si l'on recherche les quantités de gaz produites et absorbées dans le phénomène purement respiratoire, on voit que le rapport $\frac{CO^2}{O^2}$ est toujours plus petit que 1 à l'état de repos, et qu'à l'état de travail il se rapproche de l'unité.

Dans d'autres séries d'expériences, j'ai établi les propositions suivantes :

1° Lorsqu'un muscle est soumis à une température croissante, la quantité d'oxygène absorbée croît jusqu'à un certain degré qui est optimum ; elle décroît ensuite brusquement si la température continue à s'élever, pour cesser complètement au delà de 42°, température incompatible avec la conservation des propriétés vitales du muscle (l'optimum est vers 32 ou 33° pour les batraciens);

(1) Envisagé comme on le fait habituellement.

2° Dans un muscle extrait du corps aseptiquement et placé dans l'air :

a. L'absorption d'oxygène et le dégagement d'acide carbonique décroissent rapidement pendant les premiers jours, puis plus lentement les jours suivants, pour devenir très faibles du 13e au 15e jour ;

b. La quantité totale d'acide carbonique dégagée, plus considérable d'abord que la quantité d'oxygène absorbée, décroît plus rapidement que cette dernière (pendant les 4 ou 5 premiers jours) et devient plus faible qu'elle à partir du 2e jour ;

c. La quantité d'acide carbonique dégagée par le muscle similaire placé dans l'hydrogène, décroît brusquement et devient nulle le 6e jour ;

d. La quantité d'acide carbonique due aux phénomènes purement respiratoires du muscle placé dans l'air, suit une décroissance parallèle à celle de l'oxygène absorbé ;

3° L'excitabilité du muscle se conserve plus longtemps dans l'air que dans un gaz inerte ;

4° La présence d'une faible quantité d'oxygène dans un gaz inerte exerce encore une action sur l'excitabilité ;

5° Le muscle en travail se fatigue plus vite dans un gaz inerte que dans l'air ;

6° Le muscle devient rigide plus rapidement dans un gaz inerte que dans l'air.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

En résumé, voici l'énumération des faits mis en lumière dans ce travail ; tous ne sont pas entièrement nouveaux, mais j'y ai ajouté les documents qui pourront servir dans leur interprétation.

Chapitre premier. — Dans ce chapitre, je me suis attaché à démontrer que l'excitabilité musculaire et la rigidité cadavérique ne sont pas deux phénomènes incompatibles l'un avec l'autre, et que, quelle que soit l'hypothèse admise pour expliquer la rigidité, l'excitabilité et la contractilité peuvent encore persister dans les muscles rigides.

Dans une première série d'expériences, j'ai démontré :

1° Que les nerfs en état de mort apparente peuvent engendrer dans le muscle la production du courant d'activité ;

2° Que les muscles ayant déjà perdu toute contractilité répondent à l'excitation de leur nerf par un phénomène électromoteur ;

3° Qu'une excitation trop faible pour déterminer une contraction détermine néanmoins l'apparition du courant d'activité ;

Dans une autre série de recherches, j'ai vu :

4° Que l'apparition de la rigidité cadavérique n'est pas une preuve de la mort des muscles ; elle peut s'établir avant que l'excitabilité des nerfs ait disparu ; l'excitabilité directe du muscle rigide (excitabilité électrique, mécanique ou chimique) peut persister longtemps, pendant plus de deux jours (fœtus) ;

5° Certains agents chimiques : chloroforme, ammoniaque, agissant en vapeurs sur le muscle rigide, y déterminent une contraction lente d'autant plus faible que la rigidité est établie depuis plus longtemps. Il existe une période d'hyperexcitabilité pour les vapeurs de chloroforme ;

6° Les vapeurs de chloroforme agissent sur les muscles comme excitants et non comme agents coagulants. Il est possible qu'il y ait les phénomènes de coagulation, mais ils ne sont que secondaires à l'excitation ;

Chapitre deuxième. — 7° La rigidité est un phénomène général chez les animaux; elle ne manque jamais. Le fœtus devient toujours rigide;

8° La rigidité commence à se manifester dans les muscles immédiatement après la mort;

9° Comme la fatigue musculaire, l'inanition accélère le développement et diminue la durée de l'état de rigidité;

10° La matière glycogène ne diminue pas dans les muscles rigides;

11° Le muscle est un corps extrêmement sensible aux variations hygrométriques; aussi doit-on se demander si les mouvements spontanées d'élongation et de raccourcissement observés par Brown-Séquard ne sont pas dus à ces variations;

12° La putréfaction n'est pas la véritable cause de la disparition de la rigidité. Cette cause réside dans le muscle lui-même;

13° Le système nerveux n'exerce aucune action sur le développement de la rigidité.

Chapitre troisième. — 14° En l'absence de toute putréfaction, un muscle isolé du corps et placé dans l'air dégage de l'acide carbonique et absorbe de l'oxygène;

15° Il est nécessaire dans l'étude des échanges gazeux du muscle avec l'air, d'opérer en évitant la putréfaction;

16° L'absorption d'oxygène par le muscle est un phénomène vital et étroitement lié aux phénomènes physiologiques;

17° La quantité totale d'acide carbonique dégagée ne présentant pas de relation constante avec les phénomènes physiologiques du muscle, ne peut pas être prise comme mesure de son activité; seule la quantité d'oxygène absorbée peut être utilisée dans ce but;

18° L'acide carbonique dégagé par le muscle provient de deux sources: *a*. D'un phénomène physique: dégagement de l'acide préformé dans le muscle; *b*. d'un phénomène physio-

logique : production d'acide carbonique sous l'influence de l'activité vitale;

19° Contrairement aux conclusions d'Hermann, il se produit dans le muscle placé dans l'air, un phénomène de *respiration* avec absorption d'oxygène et production d'acide carbonique. Ce phénomène se produit en l'absence de toute putréfaction à la surface du muscle. Il peut être mis en évidence et étudié en comparant les échanges gazeux du muscle placé dans l'air à ceux d'un muscle identique placé dans un gaz inerte;

20° Si l'on étudie ce phénomène de respiration à l'état de repos et à l'état de travail, on voit que le rapport $\frac{CO^2}{O^2}$, considérablement inférieur à l'unité à l'état de repos, s'en rapproche notablement à l'état de travail;

21° Lorsqu'un muscle est placé dans l'air et à une température régulièrement croissante, ses échanges gazeux croissent jusqu'à un certain degré qui est optimum (32 ou 33° pour les muscles des batraciens); au delà, ils décroissent rapidement pour cesser à peu près complètement lorsque la température est devenue incompatible avec la conservation de la vie;

22° Dans un muscle isolé du corps et abandonné à l'air (mais à l'abri de la putréfaction), les échanges gazeux décroissent régulièrement, rapidement d'abord et ensuite plus lentement, pour devenir très faibles vers le quinzième jour.

Le dégagement d'acide carbonique par un muscle placé dans l'hydrogène décroît très rapidement et devient nul vers le sixième jour;

23° L'excitabilité musculaire disparaît plus rapidement dans un gaz inerte que dans un milieu oxygéné. Le muscle en travail se fatigue plus vite dans gaz inerte que dans l'air. Il se rigidifie de même plus vite dans l'hydrogène que dans l'air.

ÉTUDES

SUR LE

DÉVELOPPEMENT DES CRUSTACÉS

Par M. LOUIS ROULE

Professeur à la Faculté des Sciences de Toulouse.

PREMIÈRE PARTIE; DEUXIÈME ÉTUDE

LA SEGMENTATION OVULAIRE ET LE FAÇONNEMENT DU CORPS CHEZ L'*ASELLUS AQUATICUS* L.

---

§ 1. — Considérations générales.

I. — J'ai décrit, dans un précédent mémoire (1), le développement d'un Isopode : le *Porcellio scaber*. Il est utile de résumer, au préalable, les plus importantes de ses particularités, afin de pouvoir les opposer à leurs correspondantes d'un autre Isopode, l'*Asellus aquaticus*, dont les premières phases de l'embryogénie font l'objet du présent travail. De cette comparaison ressortiront plusieurs données essentielles, concernant l'embryologie générale des Crustacés.

L'œuf du *Porcellio* contient une grande quantité de deutolécithe; celui-ci le compose pour la majeure part. Le blastolécithe est répandu dans sa masse ; mais une certaine quantité se condense à la surface de l'un des pôles ovulai-

(1) *Études sur le développement des Crustacés;* première partie, première étude : le développement du *Porcellio scaber* Leach. — *Ann. sc. nat. Zool.*, XVIII, 1894.

res, et y constitue une cicatricule. La fécondation opérée, cette dernière grandit, par l'annexion constante du reste du blastolécithe; elle s'étale autour de l'ovule, et, ce faisant, elle se résout en cellules. Au moment où se terminent les effets de ces impulsions génétiques, l'ovule, ou plutôt son deutolécithe, est entouré par une couche cellulaire, qui n'est autre que le blastoderme. En résumé, l'œuf, dès son début, porte une cicatricule; et celle-ci se segmente seule pour produire le blastoderme.

Ce dernier engendre les deux feuillets primordiaux : le protectoderme et le protendoderme. Pour ce faire, l'assise épithéliale, qui le constitue, se multiplie par sa face interne; les éléments, qui prennent ainsi naissance, se répandent dans le vitellus sous-jacent. Le blastoderme s'est dédoublé, par ce moyen, en une couche épithéliale, sa persistance directe, et un ensemble de cellules éparses, situées plus profondément, et plongées dans le deutolécithe; le premier est le protectoderme; le second, qui répond à un mésenchyme d'une nature particulière, est le protendoderme. — Le protectoderme demeure tout entier en qualité d'ectoderme définitif. Le protendoderme, par contre, se dédouble à son tour, et se subdivise en endoderme et mésoderme. Pour cela, plusieurs de ses éléments, rassemblés en deux groupes symétriques situés dans la moitié antérieure de l'embryon, se rapprochent, s'accolent étroitement, et se disposent en rangées épithéliales; ces dernières, au nombre de deux comme les groupes dont elles dérivent, s'unissent par la suite, de manière à composer une vésicule impaire et médiane, placée dans l'intérieur même du corps : cette vésicule est l'entéron, et sa paroi épithéliale, issue d'un mésenchyme primordial, répond à l'endoderme. Les autres cellules protendodermiques, qui ne prennent aucune part à cette genèse, demeurent dans leur disposition mésenchymateuse, et, en augmentant leur nombre par leur prolifération incessante, constituent le mésoderme. — J. Nüssbaum a publié tout récemment, d'une manière complète, ses

recherches sur le développement de deux Isopodes : la *Ligia oceanica* et l'*Oniscus murarius*. Bien que ses études ne concordent point avec les miennes sur plusieurs points, et qu'il ne se soit pas rendu compte de ce façonnement des feuillets embryonnaires, les dessins, et les descriptions qu'il donne, permettent d'affirmer que les traits essentiels de l'évolution sont identiques à ceux trouvés par moi-même chez le *Porcellio*.

Sans aller plus loin dans les détails de la genèse organique, le corps de l'embryon, d'abord globuleux comme l'ovule dont il provient, perd de ses dimensions dans un sens, et paraît augmenter, par conséquent, dans la direction contraire, qui concorde avec le futur axe longitudinal de l'économie. En d'autres termes, la forme extérieure du corps s'établit, aux dépens de l'œuf sphérique, par la prépondérance constante d'un axe sur l'autre. Aucun déplacement ne se manifeste à cet égard ; le petit être ne se recourbe point sur lui-même, et il abandonne sa coque, sans que sa taille en longueur soit devenue supérieure au diamètre de l'œuf.

Les principes directeurs de l'embryogénie sont semblables chez tous les Isopodes, et l'*Asellus* ne s'écarte point, à leur sujet, du *Porcellio ;* le blastoderme engendre les feuillets de la même manière, et ceux-ci produisent les organes de la même façon. Il est pourtant, entre eux, des différences de deux sortes, dont l'une touche à la segmentation de l'ovule, et l'autre à la forme extérieure du corps. La première dépend de la quantité du deutolécithe amassé dans l'œuf, et la seconde découle de l'espace laissé à l'embryon pour évoluer dans sa coque. Les qualités à cet égard diffèrent d'un genre à l'autre ; et les particularités, offertes par l'*Asellus* sous ces deux rapports, sont importantes en ce sens qu'elles expliquent des phénomènes plus complexes possédés par les Crustacés supérieurs, et au sujet desquels les interprétations, fournies jusqu'ici, semblent être erronées.

II. — Tandis que l'ovule des *Porcellio* est muni d'une cicatricule, celui des *Asellus* en est privé ; le vitellus évolutif se mélange intimement au vitellus nutritif, de manière à intéresser l'œuf entier dans la segmentation, et à rendre totale cette dernière. L'ovule se partage en blastomères coniques, rayonnant autour d'un centre commun; chacun de ceux-ci possède un noyau, placé dans la zone externe du segment. Puis, lorsque cette scission préliminaire s'achève, le vitellus évolutif de chaque blastomère s'amasse dans la zone pourvue du noyau, et se sépare du deutolécithe plus interne, en devenant ainsi une cellule complète; en outre, cette dernière se subdivise, de manière à engendrer des éléments nombreux et petits. Par ce moyen, la surface de l'ovule se recouvre d'une couche de cellules juxtaposées, qui composent le blastoderme. Ce phénomène ne s'accomplit pas partout en même temps; il débute dans la région qui deviendra la tête de l'embryon, et progresse de là vers l'extrémité opposée de l'ovule, en avançant plus rapidement sur la face ventrale que sur la dorsale. Il est curieux de remarquer que ce commencement, et cette suite, concordent exactement avec les phases similaires, offertes par la cicatricule du *Porcellio*.

La segmentation des *Asellus* se produit ainsi en deux temps successifs. Tout d'abord, se manifeste une segmentation totale, qui intéresse l'ovule entier, vitellus évolutif et vitellus nutritif réunis. Puis vient une segmentation partielle, qui aboutit au façonnement du blastoderme ; le vitellus évolutif se sépare du nutritif, se porte à la périphérie de ce dernier, s'y subdivise en cellules, entraîne avec lui toutes les parcelles nucléaires, qu'il conserve, et donne l'assise blastodermique. — En somme, l'ovule fécondé subit une segmentation totale préliminaire, qui le convertit en morule ; puis il présente une segmentation partielle et superficielle, qui le change en une planule lécithique, dont le blastoderme enveloppe la vésicule vitelline. Celle-ci est composée par l'union intime des parties internes des blas-

tomères, chargées de vitellus nutritif, et privées de noyaux.

Le blastoderme de cette planule engendre les feuillets, qui produisent à leur tour les organes, de la même manière que chez le *Porcellio ;* au fur et à mesure de ces progrès de l'évolution, les ébauches des appendices apparaissent par paires sur les côtés du corps, et se perfectionnent. Le corps entier s'établit ainsi, dans sa structure intime comme dans son aspect extérieur ; mais, contrairement au *Porcellio*, il demeure globuleux, du moins dans son début, et ne s'allonge pas d'une manière progressive. La forme définitive de l'économie est donnée par un procédé spécial, et brusque, dont les *Porcellio* sont privés. Au moment où les appareils internes commencent à se développer, et où plusieurs des paires de membres ont pris naissance, le corps se fend dans sa partie dorsale. Cette fente est une dépression superficielle, longue et étroite, perpendiculaire au futur axe longitudinal, qui pénètre dans l'embryon, et s'enfonce jusque vers le milieu de l'économie. Ensuite, lorsque ce phénomène s'achève, les deux régions, ainsi séparées par cette fente, s'écartent l'une de l'autre, en tournant autour de la partie ventrale du corps demeurée indivise, comme deux valves autour de leur charnière. Ce mouvement, qui serait gêné par la coque ovulaire si l'embryon conservait le même volume, s'accomplit grâce à la diminution de l'économie consécutive à la résorption du vitellus nutritif. De même que chez le *Porcellio*, et que chez tous les animaux, le deutolécithe, à cause de son hydratation plus grande, occupe une place plus considérable que les tissus qui découlent de lui.

Ainsi, pour résumer les deux qualités essentielles des *Asellus*, en ce qui concerne leur développement : la segmentation, d'abord totale, se continue par une segmentation partielle, qui conduit à une planule lécithique ; le corps, d'abord globuleux, prend son aspect définitif en se fendant dans sa région dorsale, et écartant l'une de l'autre les deux parts ainsi isolées.

Plusieurs auteurs se sont occupés de l'embryogénie des *Asellus ;* seulement, leurs mémoires remontent à une trentaine d'années, et les méthodes employées alors, comme l'état incomplet des connaissances acquises à cette époque sur le développement des êtres, ne leur ont pas permis d'approfondir les faits, ni de les mettre au point. Le premier en date, de ces travaux, est dû à A. Dohrn; publié en 1867, il contient l'exposé entier de la série des phases, touchant les formes extérieures présentées par les embryons; la segmentation ovulaire est quelque peu écourtée. Par contre, Ed. Van Beneden, dans une étude postérieure de deux ans à la précédente, examine avec une attention plus grande les phénomènes de la scission ovulaire, et surtout ceux de la segmentation totale préliminaire. — Depuis, à ma connaissance, aucun autre travail n'a été publié sur ces animaux. Il n'en a pas été de même pour des êtres voisins, et notamment pour les Amphipodes ; ceux-ci ont été l'objet de plusieurs mémoires, dont la plupart sont récents. Pourtant, les auteurs se sont attachés surtout à suivre l'évolution des feuillets, qui ne présente aucune particularité spéciale, et au sujet de laquelle ils diffèrent d'opinion, pour négliger la segmentation. Les principales, des données relatives à celle-ci, sont dues à Ulianin et à Della Valle; elles dénotent une remarquable ressemblance de procédé avec les *Asellus*, qu'il importe de mettre en lumière, afin d'établir avec précision la série graduelle des altérations des phases embryonnaires chez les Arthropodes.

Mes études ont été faites d'après deux méthodes : en examinant les œufs et les embryons par transparence, et en pratiquant des coupes dans divers sens. Ces dernières sont assez difficiles, à cause de la petitesse des objets ; elles m'ont permis de me rendre compte de la similitude parfaite, établie entre les *Porcellio* et les *Asellus*, au sujet de la genèse de leurs feuillets et de celles de leurs organes. L'examen par transparence m'a donné des résultats plus

complets en ce qui concerne la segmentation et le façonnement du corps ; comme ces deux points seuls sont traités dans ce mémoire, les dessins des planches expriment les faits acquis par ce moyen. — Dans cet examen, j'ai employé deux procédés. En ce qui touche l'aspect extérieur, je me suis borné à examiner les objets frais, et tels que je les retirais de la cavité incubatrice de la femelle. Au sujet de la connaissance des phénomènes qui s'accomplissent dans l'intérieur de l'œuf, je me suis très bien trouvé de la liqueur de Ripart et Petit, additionnée de vert de méthyle en faible quantité ; ce réactif, à la fois pénétrant, fixateur et colorant, m'a rendu d'excellents services.

§ 2. — Segmentation de l'œuf.

I. *Considérations générales.* — Ainsi qu'il a été établi dans le paragraphe précédent, la segmentation ovulaire s'accomplit en deux temps : le premier temps se rapporte à une segmentation totale ; le second temps correspond à une segmentation partielle et superficielle. — La cause de ces deux faits doit être cherchée, sans doute, dans la teneur moyenne de l'œuf en vitellus nutritif. La quantité de ce dernier est assez minime pour que le vitellus évolutif soit, au moment de la fécondation, incorporé dans toute sa masse ; comme ce blastolécithe est le seul qui se divise, il entraîne avec lui le deutolécithe, et le force à se segmenter. D'autre part, cette quantité est assez grande pour que, dans les phases ultérieures de l'évolution, le vitellus nutritif soit une gêne pour l'autre ; celui-ci se sépare alors de celui-là, évolue pour son propre compte en engendrant les feuillets et les organes, et laisse le deutolécithe s'accumuler en une vésicule vitelline. La segmentation partielle du blastolécithe seul succède à la division totale préliminaire ; et le vitellus nutritif se borne à servir d'aliment, sans contribuer d'une manière directe à la production des cellules de l'organisme.

II. *Premier temps de la segmentation, ou segmentation totale* (figures 1 à 7, et 11 à 18). — L'ovule des *Asellus* est de petite taille ; au moment de sa fécondation, ses dimensions ne dépassent guère un demi-millimètre de diamètre. Sa substance est homogène, remplie de granulations ; elle est limitée à sa périphérie par une très mince couche dense et hyaline. Cette assise correspond à la condensation superficielle du blastolécithe, disséminé, dans tout le reste de l'ovule, entre ces granules. La teinte générale est d'un jaune bistre assez clair. Tout en dehors se trouve une très fine membrane vitelline, qui se plisse, et disparaît d'ordinaire, dès les premières phases de la segmentation. La figure 1 exprime l'aspect extérieur d'un ovule ainsi conformé.

La figure 2 montre, sur une coupe optique, un de ces ovules dès la première scission. Le noyau, placé au centre du vitellus, se scinde en deux ; l'une de ses parts se coupe à son tour en deux tronçons ; et le protoplasme ovulaire se divise en deux segments. Ces derniers sont à peu près égaux, ou peu inégaux. — Les figures 2 et 12 se rapportent à une segmentation un peu plus avancée. Chacun des blastomères précédents se sectionne à son tour ; la scission nucléaire précédant toujours celle du protoplasme, de manière que certaines des parties de l'œuf contiennent deux ou plusieurs noyaux. Il est à remarquer que les limites des blastomères ne parviennent point au centre de l'ovule ; ces éléments se séparent vers leur périphérie, mais demeurent unis, dans la région centrale, en une masse indivise.

La segmentation continue ainsi par les mêmes procédés, en conservant toujours ses qualités d'égalité et de totalité. Les figures 3 et 13 montrent un état un peu plus avancé que le précédent ; de même les figures 4, 5, 14, 15, 16, se rapportent à des phases postérieures à celui-ci. Les blastomères continuent à se scinder dans leur portion périphérique, de manière à augmenter en nombre. Leur surface extérieure, encore lisse, fait partie de la surface d'une sphère ; leurs parois de séparation, n'arrivant pas dans la zone centrale

de l'ovule, laissent cette dernière compacte, et rassemblée en un tout cohérent. Le vitellus nutritif continue à rester mélangé au vitellus évolutif, de telle sorte que toutes les régions de tous les blastomères soient semblables entre elles. — Parfois, la membrane vitelline disparaît en ce moment ; dans d'autres cas, elle demeure plus longtemps encore ; la diversité à cet égard, fort grande entre les ovules d'une même ponte, n'a, du reste, aucune importance.

Les choses changent quelque peu, lors des états qui surviennent immédiatement après. Par leurs divisions répétées, les blastomères sont arrivés à être très nombreux ; chacun d'eux possède l'aspect d'un cône, dont la base occupe la périphérie de l'œuf, et dont le sommet est tourné vers le centre. Chacun contient un seul noyau, placé non loin de la région superficielle. L'ovule entier consiste en un assemblage de ces éléments juxtaposés, serrés les uns contre les autres, et rayonnant également vers le centre. Sa surface extérieure est bosselée, car la base de chaque blastomère se soulève en une petite saillie. Le centre même de l'œuf est compact, car les plans de scission n'y pénètrent jamais. Les figures 6, 17 et 18 expriment la structure de l'œuf, parvenu à ce moment de son évolution. — Les deux sortes de vitellus sont encore mélangées l'une à l'autre ; seulement, le blastolécithe commence à se séparer du deutolécithe. Le premier tend à se porter vers les zones extérieures des segments coniques, qui contiennent les noyaux ; aussi, ces zones superficielles sont-elles plus transparentes, et moins chargées de granules, que les autres. Par contre, le vitellus nutritif se condense de préférence dans la partie centrale de l'ovule, qui prend, de ce fait, une teinte plus sombre et un aspect plus granuleux.

Le premier temps de la scission ovulaire est alors arrivé à sa fin. Il consiste en une segmentation totale et égale, qui convertit l'ovule fécondé en une morule. Celle-ci se compose d'une seule rangée de blastomères coniques, égaux et de structure identique, qui s'irradient autour d'un point central

pour donner à l'ensemble sa forme sphérique. Chacun de ces éléments ne possède qu'un noyau placé dans sa région extérieure ; de plus, son vitellus évolutif se transporte vers le noyau, qu'il enveloppe, et de manière à se séparer du deutolécithe. Par ce moyen, la zone extérieure du blastomère tend à s'isoler des parties internes, et à devenir une cellule complète, capable de se subdiviser et de proliférer. C'est dans l'accomplissement de cette constitution cellulaire superficielle, que consiste le second temps de la segmentation.

III. *Second temps de la segmentation, ou segmentation partielle et superficielle* (figures 7 à 10, et 18 à 25). — Les figures 7 et 19 expriment la première phase de ce nouveau phénomène. Dans une région de l'ovule, qui correspond à la future tête de l'animal, le vitellus évolutif des blastomères se sépare du vitellus nutritif, entoure le noyau, et entre en prolifération rapide. Alors que le deutolécithe demeure inerte désormais, et n'est plus destiné qu'à servir d'aliment, le blastolécithe, ainsi reporté à la surface de l'œuf, conserve sa capacité génétique, et se subdivise en petites cellules. Ces dernières représentent le premier rudiment du blastoderme ; elles se distinguent avec netteté des autres blastomères par leur taille plus restreinte, et par leur aspect hyalin, car leur protoplasme est à peu près privé de granules. Elles composent une sorte de calotte, qui occupe le pôle antérieur de l'ovule. — Cette calotte va grandir désormais, en s'adjoignant sans cesse de nouveaux éléments semblables à ceux qui la constituent, et formés par le même moyen aux dépens des autres blastomères. Elle finit ainsi par recouvrir entièrement la surface de l'œuf ; et, lorsque cette évolution se termine, le blastoderme se trouve achevé. Il est à remarquer que les premières indications de celui-ci se manifestent dans une région ovulaire, qui équivaut, par sa situation, à la cicatricule de l'œuf du *Porcellio*. De même, l'extension du blastoderme progresse avec plus de rapidité sur la face ventrale

que sur la face dorsale ; de telle sorte que cette assise primordiale se complète, et se ferme, dans la partie dorsale de l'embryon.

Les figures 8 et 20 montrent un état un peu plus avancé. La calotte blastodermique recouvre, à quelque chose près, toute la moitié antérieure de l'œuf. Ses éléments, dont chacun est muni d'un noyau, sont encore confondus avec le vitellus nutritif par leur base. Ce deutolécithe présente, à son tour, des phénomènes manifestes d'union ; ses diverses parts s'unissent les unes aux autres, pour constituer une seule masse compacte, uniformément granuleuse, qui deviendra la vésicule vitelline interne. — La membrane vitelline a toujours disparu, lors de cette phase. Mais l'œuf ne demeure pas à nu ; il se recouvre d'une fine enveloppe cuticulaire, exsudée par les éléments du blastoderme. Cette cuticule est encore directement adjacente au blastoderme qui la produit. Elle ne tardera pas à s'en séparer, pour laisser entre elle et lui un espace appréciable, quoique fort étroit.

La calotte blastodermique continue à progresser, et à entourer le deutolécithe, désormais bien établi dans son caractère de vésicule vitelline. Les cellules, dont elle est formée, sont disposées sur une seule rangée ; elles se séparent du vitellus nutritif par une membrane appréciable, et prennent de ce fait un aspect cubique. Leur ensemble recouvre à la fois l'extrémité antérieure et la face ventrale de l'embryon. En outre, elles sont en voie de prolifération constante, et engendrent par leur face profonde des éléments qui, par suite de leur procédé génétique, se trouvent sous-jacents à elle-même, et plongés dans les zones extérieures de la vésicule vitelline. Ce fait se rapporte à la production des deux feuillets primordiaux aux dépens du blastoderme. Ce dernier, ainsi que cela se présente chez le *Porcellio*, n'attend pas d'être complet pour se subdiviser ; il engendre le protectoderme et le protendoderme au fur et à mesure de son évolution.

L'extension du blastoderme marche, suivant le même

mode, plus rapidement sur la face ventrale du corps embryonnaire que sur la face dorsale. Aussi, au moment où il est presque achevé, il s'offre comme une assise cellulaire, qui revêt l'extrémité antérieure, la face ventrale, et l'extrémité postérieure de l'œuf, laissant libre la zone dorsale ; celle-ci est encore constituée par des blastomères volumineux, semblables à ceux qui forment l'ovule lors du premier temps. Les mêmes phénomènes ne tardent pas à s'effectuer à leur égard ; et, en définitive, le blastoderme s'achève en se fermant dans cette région dorsale. Son mode de propagation est donc identique à celui que possède la cicatricule du *Porcellio*.

Le second temps de la segmentation s'achève alors. Cette segmentation est partielle, puisqu'elle intéresse seulement une portion des blastomères ; et elle est superficielle, car les zones extérieures de ces mêmes blastomères entrent seules en jeu, à cause de la localisation du blastolécithe qui s'accomplit en elles. L'ovule qui, au moment de la terminaison du premier temps, consistait en une morule composée de gros blastomères coniques, est devenu une planule lécithique. Cette planule, enveloppée par une fine membrane cuticulaire, est constituée par un blastoderme externe, et une vésicule vitelline interne. Le blastoderme consiste en une seule assise de petites cellules qui, depuis leur première apparition, se multiplient afin de subvenir à la genèse des deux feuillets primordiaux. Les éléments intérieurs et épars, disséminés dans les zones superficielles de la vésicule vitelline, représentent le protendoderme. Les éléments extérieurs qui, par leur situation, continuent directement le blastoderme initial, forment le protectoderme. L'ovule, dans sa segmentation, aboutit donc aux mêmes résultats que celui du *Porcellio*. Les procédés employés sont différents, mais les effets se correspondent exactement, et la suite de l'évolution concorde de même. Les feuillets primordiaux engendrent les feuillets définitifs, et ceux-ci produisent les ébauches des organes, par des moyens identiques à ceux que j'ai décrits

au sujet du *Porcellio;* il suffit de se reporter aux descriptions données dans mon premier mémoire, pour connaître les phénomènes présentés par les *Asellus* à ce sujet.

§ 3. — Développement de la forme extérieure du corps.

Au moment où la segmentation vient de se terminer, le jeune embryon conserve la forme globuleuse, ou largement ovalaire, qu'avait l'œuf dont il provient. Cet aspect ne s'accorde pas avec celui du corps de l'adulte, car celui-ci est allongé. Le passage de l'un à l'autre s'effectue chez le *Porcellio* par une diminution de taille dans le sens transversal, qui continue jusqu'au moment où l'individu possède son allure définitive. Il n'en est pas de même pour les *Asellus;* le corps se fend dans sa région dorsale, et les deux moitiés s'écartent l'une de l'autre pour donner à l'économie son organisation finale. Les figures de la troisième planche, allant du n° 23 au n° 30, indiqnent les diverses phases de ce phénomène.

Tout au début de cette série de faits, et alors que le blastoderme laisse encore à nu une partie de la zone dorsale de la vésicule vitelline, l'embryon produit ses premières paires de membres. Celles-ci naissent dans la moitié antérieure du corps, et sur sa face ventrale; elles se forment les unes après les autres, la paire la plus antérieure étant la première en date. Chacun de ces membres consiste, comme ses similaires du *Porcellio,* en une petite saillie conique. De plus, les *Asellus* engendrent deux annexes dont les *Porcellio* sont privés ; ces derniers sont également des saillies superficielles, mais qui ne s'intercalent point dans la série des membres, et demeurent toujours en dehors d'elle. Ils consistent en deux mamelons latéraux, et symétriques, placés sur les côtés du corps, à peu près à égale distance de la face dorsale et de la face ventrale. Le point où ils s'insèrent marque exactement le niveau où s'arrêtera la fente, qui partage la région dorsale de l'organisme en deux moitiés. Leur sommet libre porte trois petits lobes juxtaposés, à peu près

égaux, dont la présence donne à l'appareil la forme d'une minuscule feuille de trèfle. Leur paroi est donnée par le protectoderme ; elle consiste en une assise de petites cellules. Leur intérieur ne contient pas de vitellus nutritif, contrairement aux membres véritables, et renferme un liquide transparent. Ainsi établis, ces deux annexes composent ce que les auteurs nomment l'*organe dorsal* des *Asellus*.

Le blastoderme se ferme ensuite sur le pôle dorsal de l'embryon. Exactement dans la zone où il vient de se compléter, une dépression étroite et transversale, semblable à une mince fente, se manifeste, et s'enfonce dans le corps. Cette dépression est allongée suivant la direction d'une ligne qui unirait les bases des deux pièces de l'organe dorsal ; parfois, elle est un peu oblique à ce dernier sens, mais, en somme, son orientation générale est celle qui vient d'être indiquée. Cette dépression est la première indication de la fente qui coupe en deux la partie dorsale de l'embryon. La cuticule est devenue un peu plus épaisse que dans les phases précédentes. Au lieu de s'appliquer sur le corps, elle est soulevée par les appendices, et se trouve séparée de l'embryon, en laissant entre elle et lui un espace rempli par un liquide. Cet espace est plus ample dans la région antérieure de l'économie, où les membres sont plus volumineux, que dans la région postérieure. Les pièces de l'organe dorsal la soulèvent également, et se comportent comme les membres à son égard. Une nouvelle couche cuticulaire prend naissance en dedans de la précédente, et recouvre exactement l'organisme avec ses diverses parties. La première cuticule est ainsi devenue une sorte de fourreau, qui enveloppe l'embryon sans se mouler sur lui, et qui remplace la membrane vitelline disparue.

Pendant que cette dépression dorsale s'établit et s'approfondit, les paires de membres continuent à prendre naissance, en procédant avec régularité d'avant en arrière. Les deux paires les plus antérieures donneront les deux paires

d'antennes ; celle qui les suit fournira les mandibules ; toutes les trois, un peu plus fortes que les autres, s'insèrent sur le corps à un niveau un peu plus élevé. En arrière, se disposent les paires d'appendices qui deviendront respectivement les mâchoires, les pattes thoraciques et les pattes abdominales. — Les deux pièces de l'organe dorsal grandissent beaucoup, et deviennent volumineuses. Toujours égales entre elles et symétriques, chacune s'insère sur le corps par une large base. Leur sommet continue à porter les trois lobes primitifs, rendus plus gros à leur tour ; le lobe médian est à peu près sphérique, et les deux latéraux l'encadrent à la façon de lames minces terminées par un bord presque tranchant. La première cuticule est soulevée par ces pièces comme elle l'est par les ébauches des membres ; elle s'attache étroitement à leurs parois au niveau de la base des trois lobes, et s'écarte de là pour se tenir à une certaine distance du reste de l'organe.

Tout en modifiant ainsi sa disposition extérieure, l'organisme embryonnaire conserve encore sa forme sphérique, et produit en dedans, aux dépens de ses feuillets, les ébauches des principaux organes. L'ectoderme s'épaissit dans la région antérieure de l'économie, et sur la ligne médiane de sa face ventrale, pour donner les premières indications des centres nerveux. Le proctéon et le stoméon, chargés de fournir respectivement l'intestin postérieur et l'intestin antérieur, prennent également naissance aux dépens de dépressions ectodermiques, celui-là un peu plus tôt que celui-ci. Les phénomènes génétiques concordent entièrement à cet égard avec leurs similaires du *Porcellio ;* mais non pas en ce qui concerne la situation du proctéon dans l'économie du petit embryon. Le proctéon, au lieu de se percer exactement sur l'extrémité postérieure du corps, se creuse sur sa face dorsale, au milieu même du bord postérieur de la dépression qui s'établit sur cette face. Ce déplacement dans l'espace, des plus remarquables, est entraîné par le procédé du façonnement organique. Du moment où les deux parties

de l'économie, séparées par la dépression, s'écartent l'une de l'autre pour devenir les deux extrémités du corps, celle qui se convertira en extrémité postérieure doit porter l'anus, et c'est ce qui arrive en effet.

Le corps diminue ensuite de volume par le même procédé que chez le *Porcellio*. A mesure qu'augmente le nombre des éléments issus des feuillets, et destinés à fournir les ébauches des organes, le vitellus nutritif se résorbe, et les tissus qui prennent sa place occupent moins d'espace que lui. En somme, le corps de l'embryon se contracte, et cette contraction se fait sentir de préférence au sujet de la fente dorsale, qui s'amplifie. Cette fente descend jusqu'au niveau des deux pièces de l'organe dorsal, et coupe ainsi la région dorsale de l'embryon en deux moitiés ; elle ne va pas plus loin, et laisse indivise la zone ventrale. Par l'effet de la contraction totale, qui entraîne l'augmentation de la fente, les deux moitiés dorsales s'écartent l'une de l'autre, en tournant autour de la partie ventrale comme les deux valves d'une coquille autour de leur charnière. Lorsque ce mouvement a pris une certaine extension, l'aspect extérieur de l'embryon se trouve complètement changé. Le petit être, au lieu de se présenter avec une forme globuleuse, apparaît recourbé sur lui-même, sa courbure regardant en haut. L'espace interposé à ses deux branches n'est autre que cette dépression première, limitée par l'ectoderme, qui s'agrandit sous l'effet de la contraction de l'organisme. Les figures 27, 30, et 29 précisent, avec plus de netteté qu'une description, les phases successives de ce phénomène. — En résumé, les embryons des *Asellus* arrivent à acquérir leur forme extérieure en se fendant dans leur région dorsale, un peu après que la segmentation s'est terminée, et écartant l'une de l'autre les deux moitiés ainsi délimitées.

Le sommet inférieur de la dépression ne dépasse point les bases des deux pièces de l'organe dorsal. Une ligne, joignant ces deux pièces, constituerait une sorte de pivot virtuel, autour duquel les deux extrémités du corps tourneraient

pour s'écarter l'une de l'autre. Les auteurs ont émis diverses appréciations au sujet de cet appareil ; l'opinion la plus acceptée est que ces deux pièces correspondent à des épines de *Zoé* modifiées. Il convient de remarquer tout d'abord, en cette occurrence, que le terme d'*organe dorsal* est fort peu mérité ; les deux éléments constitutifs sont, en effet, plutôt latéraux que dorsaux ; quant à les prendre pour des aiguillons de *Zoé*, aucun fait ne motive une telle assertion. Les *Zoé* sont des larves secondaires, spéciales à certains des Schizopodes et des Décapodes, et faisant complètement défaut aux Édriophthalmes ; d'autre part, la forme trilobée de ces appendices s'accorde mal avec une pareille comparaison. — Leurs connexions et leur forme semblent plutôt indiquer que la présence de ces appareils latéraux est liée au phénomène précédemment décrit. Il faut une certaine mobilité à l'organisme pour pouvoir accomplir l'écartement de ses deux extrémités ; de plus, il lui importe, dans ce mouvement, de n'être point gêné par ses enveloppes. Au moment où cette évolution s'accomplit, la membrane vitelline a disparu, et se trouve remplacée dans son rôle par une couche cuticulaire. D'après la façon dont cette assise se comporte à l'égard des pièces de l'organe dorsal, elle paraît être entraînée et soulevée par ces pièces elles-mêmes. Autant qu'il est permis d'en juger en cette circonstance, ces dernières semblent jouer le rôle d'*écarteurs*, et ce nom leur convient sans doute. A mon sens, ces appendices latéraux sont chargés de maintenir l'enveloppe cuticulaire à une certaine distance du corps, de manière que le mouvement des deux extrémités ne soit point gêné dans son amplification progressive.

§ 4. — Particularités secondaires du développement.

Les données principales, des phénomènes que j'ai observés, ont seules été décrites dans les pages qui précèdent. Il est utile cependant de préciser certains détails de moindre valeur, afin de mieux montrer les relations et les différences du développement des *Porcellio* et de celui des

Asellus. La série des figures, annexées à ce mémoire, peut servir de guide en cette matière.

La figure 1 se rapporte à un œuf non encore segmenté. Ce dernier est sphérique, ou largement ovalaire, et entouré par une fine membrane vitelline. Un espace étroit, rempli par un liquide hyalin et transparent, sépare cette membrane du vitellus. Celui-ci présente une structure uniforme ; il se compose de granules très nombreux, disséminés au sein d'une trame protoplasmique hyaline. Cette trame est le vitellus évolutif; c'est elle qui s'isole peu à peu des granules qu'elle contient, en les absorbant, pour donner les éléments figurés de l'organisme. Les considérations, déjà exprimées au sujet du *Porcellio* dans mon premier mémoire, sont applicables aux *Asellus*, et il est inutile de les exposer à nouveau. Le noyau fécondé occupe, à peu de chose près, le centre de l'ovule.

La segmentation, dès son début, est totale. Pourtant, il convient de préciser la signification de cet adjectif. La segmentation est totale, parce que les deux sortes de vitellus sont intimement mélangées, et par suite également intéressées dans ce phénomène. Cependant, les plans de division, en partant de la surface de l'ovule et pénétrant dans son intérieur, ne parviennent pas jusqu'au centre de ce dernier; ils s'arrêtent à une certaine distance de lui. La conséquence en est que cette région centrale demeure non segmentée. Cette altération est causée par le fait de la répartition, en plus grande quantité, du vitellus nutritif dans les zones internes de l'œuf que dans les parties superficielles. Bien que le blastolécithe et le deutolécithe soient intimement unis, le premier est, dès le commencement, plus abondant vers le dehors que vers le centre ; aussi la segmentation est-elle plus nette dans la première région que dans la seconde. — Cette disposition marque un passage de la segmentation totale et complète vers la segmentation partielle. On n'a qu'à supposer le blastolécithe encore plus abondant vers la périphérie que chez les *Asellus*, pour le voir s'amasser,

comme chez les *Porcellio*, en petits îlots superficiels, dont le plus volumineux constitue une cicatricule. La majeure partie du vitellus évolutif occupant ainsi la surface de l'ovule, celle-ci se divise seule, la partie interne de l'œuf demeure inerte à cet égard, et la scission prend franchement les caractères de segmentation partielle.

La figure 11 montre la coupe optique d'un œuf divisé en deux segments; la membrane vitelline n'est pas représentée. Cette figure dénote que la segmentation est quelque peu inégale. Le caractère d'inégalité n'est pas très marqué; cependant, il existe entre les deux segments des différences appréciables de taille, qu'il est bon de signaler. Le noyau volumineux se scinde avant le vitellus, de telle sorte que l'un des segments contient deux parcelles nucléaires, alors que l'autre n'en renferme qu'une. — Les figures 2 et 12 indiquent de quelle manière la segmentation se continue; toutes les deux se rapportent au même ovule, représenté en relief dans la figure 2, et en coupe optique dans la figure 12. Les particularités déjà indiquées demeurent, en s'accentuant davantage. Les blastomères sont inégaux; bien que leurs différences à cet égard ne soient pas très grandes. Les plans de division ne pénètrent pas jusqu'au centre de l'ovule. Enfin, certains des blastomères contiennent deux ou plusieurs noyaux. Les plans de scission progressent toujours dans le sens radial, et vont de la périphérie vers le centre; il n'en est point de parallèles à la surface. Ce phénomène, en devenant de plus en plus prononcé à mesure que la division continue, et que les blastomères se rendent plus nombreux et plus petits, donne à ces derniers la forme conique qu'ils possèdent en dernier lieu.

Les figures 3 et 13 se rapportent à une phase un peu plus avancée, et montrent, comme les précédentes, le même ovule vu de profil et sur une coupe optique. Le nombre des blastomères, sur celle-ci, est de cinq. Les dissemblances de taille se trouvent assez grandes, pour que certains des segments soient de moitié plus petits que leurs voisins. Il ne

convient pas d'accorder à ces différences une importance trop grande; elles découlent simplement de l'hétérochronie de la segmentation. Tous les blastomères du même œuf ne se divisent pas en même temps; certains sont en avance, et d'autres en retard. Ceux-ci sont forcément plus gros que ceux-là, puisqu'ils n'ont encore effectué aucune scission dans leur masse. Ces irrégularités se retrouvent chez les autres Crustacés pourvus d'une segmentation totale, et même chez tous les animaux dont les œufs se partagent en entier ou presque en entier, bien qu'ils contiennent une quantité encore assez grande de vitellus nutritif. Ces phénomènes ont souvent conduit les auteurs à accorder aux gros blastomères une prépondérance génétique sur les petits, et même à les considérer comme destinés d'une manière exclusive à engendrer certaines parties du corps. Il suffit de comparer entre eux une grande quantité d'ovules appartenant à ces animaux, où les auteurs mentionnent la présence de telles initiales, pour se rendre compte que cette opinion est souvent exagérée. Les gros segments ne sont que des éléments quelque peu retardataires; ils se scindent après les autres, mais n'ont point de valeur particulière. Tous les blastomères sont égaux au sujet de leur capacité génétique, et tous concourent d'une manière égale à produire le blastoderme. C'est seulement dans les feuillets embryonnaires issus de ce dernier, que les différenciations génétiques commencent à se manifester, et que les véritables ébauches des organes prennent naissance.

Les figures 4 et 5 expriment les reliefs d'ovules parvenus à un état plus avancé. Les figures 14, 15, et 16 se rapportent à des ovules appartenant aux mêmes phases, mais expriment leurs coupes optiques. Les particularités caractéristiques de cette segmentation, déjà indiquées lors des précédents états, ne font que s'affirmer. La scission ovulaire continue à ne point pénétrer dans la région centrale; celle-ci demeure indivise, et les granulations vitellines s'y accumulent en plus grand nombre qu'ailleurs. Déjà la séparation

des deux vitellus commence à se préparer; le blastolécithe se porte vers les régions superficielles, et de préférence vers celle qui occupe la future extrémité antérieure de l'embryon, tandis que le deutolécithe se condense vers les zones centrales. Les blastomères montrent toujours des inégalités de taille, seulement moins fortes et moins accentuées, à cause de la plus grande petitesse de ces éléments. Comme leur multiplication ne s'arrête pas, certains d'entre eux renferment plusieurs noyaux; cependant, cette supériorité de nombre commence à s'atténuer. De plus, ces noyaux, entraînés sans doute par le blastolécithe dans sa progression vers la surface, se rapprochent de la périphérie de l'ovule, et se placent à une faible distance d'elle. — La membrane vitelline subit, vers cette époque, les modifications qui amènent sa chute. Elle se plisse, se ratatine, et se brise en fragments irréguliers, qui abandonnent le corps de l'embryon. Tantôt cette disparition est déjà faite au moment des présentes phases; tantôt elle s'effectue un peu plus tard; mais, dans tous les cas, elle est terminée lorsque la première indication du blastoderme se manifeste. A son sujet, l'opposition entre les *Porcellio* et les *Asellus* est des plus curieuses; les premiers de ces animaux conservent leur membrane vitelline jusqu'à la fin de leur évolution embryonnaire, tandis que les seconds la perdent d'une manière hâtive, et se trouvent obligés de la remplacer, en tant que fourreau protecteur, par une enveloppe cuticulaire. Il est difficile de pressentir les causes d'une telle dissemblance : de savoir si elles concordent avec les conditions de milieu qui entourent les œufs placés dans la cavité incubatrice de la mère, ou bien si elles répondent à des phénomènes héréditaires de mues, conservés chez les *Asellus*, et omis chez les *Porcellio*. Il faudrait, pour résoudre la question, connaître avec précision les faits similaires présentés par les types voisins de ces deux genres : ce qui n'est pas encore.

La figure 6 montre, par le relief de l'ovule représenté, un aspect assez différent des précédents. L'œuf est converti en

une morule, semblable à celle que l'on est habitué à trouver dans le développement des autres animaux. Les blastomères dessinent, à la surface, des saillies arrondies et juxtaposées; au lieu d'être aplatis et surbaissés comme auparavant, ils sont nettement sphériques. Par l'effet de la projection de ces saillies les unes sur les autres, lorsqu'on examine un de ces ovules de face, tous ces mamelons paraissent chevaucher en partie les uns sur les autres. On pourrait donc croire que chaque saillie correspond à une portion d'une sphère, et que les blastomères sont globuleux. Il n'en est pas ainsi dans la réalité. En étudiant une coupe optique du même œuf, semblable à celle qui est représentée dans la figure 17, on s'aperçoit que les blastomères conservent leur forme conique; seulement leur face externe, au lieu de rester plane, devient bombée, de telle manière que les bords soient en contre-bas de la partie centrale. Les blastomères se juxtaposent par ces zones abaissées. Un tel aspect ne s'établit pas d'emblée, à ce moment de la segmentation; il commençait à s'indiquer lors des phases précédentes; mais c'est surtout dans le cours de celle-ci qu'il s'affirme et se précise.

La figure 17, qui montre une coupe optique, dénote, en surplus, la continuation des particularités déjà esquissées précédemment. Les lignes de scission ne parviennent pas jusqu'au centre de l'ovule. En cette zone interne, se trouve une masse de vitellus non divisé, où les granules du deutolécithe sont plus abondants qu'ailleurs. Mais les blastomères ont cessé d'être inégaux; ils sont tous semblables les uns aux autres, et presque rigoureusement identiques. Ce fait est sans doute une conséquence de leur grand nombre, et de la petitesse de chacun d'eux. La première impulsion génétique de l'ovule commence à cesser d'exercer son influence; elle avait pour but d'entraîner la division de cet ovule, et accomplissait ce rôle avec quelques inégalités dans le temps et dans l'espace. Elle va disparaître bientôt, pour céder la place à un second mouvement évolutif, qui porte sur la séparation mutuelle des deux vitellus, et sur la genèse

du blastoderme. Aussi, les blastomères, étant tous formés, deviennent égaux, commme l'exigent, du reste, les conditions mécaniques de cette segmentation. En résumé, l'œuf, parvenu à cette phase, se présente comme un corps globuleux, découpé sur son pourtour en petits segments coniques et juxtaposés, et indivis dans sa partie centrale. La structure caractéristiqne des planules d'Arthropodes a fait ainsi son apparition.

Cette structure s'accentue davantage dans la figure 18, qui montre également, sur une coupe optique, un état plus avancé que celui de la figure 17. L'organisation essentielle demeure la même ; seulement, les blastomères sont encore plus nombreux et plus petits. La séparation du blastolécithe et du deutolécithe commence à s'effectuer. Les parties superficielles et bombées de chaque segment contiennent le noyau, plongé dans un protoplasme relativement pauvre en granules, et constitué par du blastolécithe presque seul. Par opposition, les parties internes de ces blastomères, qui se raccordent à la zone centrale de l'œuf, sont très riches en granulations, tout comme cette zone elle-même. Il suffit de supposer ces parties blastolécithiques et nucléées comme s'isolant des régions à deutolécithe, pour obtenir une couche cellulaire superficielle, enveloppant une masse interne de vitellus nutritif, soit une vésicule vitelline. C'est, en effet, le phénomène qui va s'effectuer. Le premier temps de la segmentation vient de s'achever, et le second va commencer. Les parties à blastolécithe se sépareront des autres, se subdiviseront, et s'étendront pour composer le blastoderme. Seulement, ce phénomène ne se produit pas partout à la fois ; il débute dans un point restreint de l'ovule, pour s'étendre de là, et d'une manière progressive, à toute la surface.

La figure 7 montre le commencement de cette nouvelle évolution. Elle se rapporte à un œuf dessiné en relief. L'aspect primitif n'a pas changé de beaucoup ; seulement, dans une région qui correspond par sa position dans l'espace à la

future extrémité antérieure de l'embryon, les blastomères sont plus petits et plus transparents qu'ailleurs. La coupe optique de cet œuf, représentée par la figure 19, rend compte, avec précision, de ce qui vient de se passer. Le vitellus évolutif continue à suivre son mouvement de report vers la périphérie ; mais cette impulsion est plus active dans cette région antérieure que dans les autres. Le résultat en est que ce blastolécithe, toujours doué de la capacité de segmentation, continue à s'y diviser, alors que rien de semblable ne se produit ailleurs. Seulement cette faculté de scission se porte uniquement sur le blastolécithe, et ne touche pas au vitellus nutritif. Aussi, en conséquence, les parties externes des blastomères primordiaux, formées par ce vitellus évolutif, et contenant des noyaux, se subdivisent seules en petites cellules. Les parties internes, constituées par du deutolécithe, s'unissent intimement, en faisant disparaître leurs membranes de séparation ; elles composent une masse compacte, uniformément pourvue de granules nombreux, et complètement privée de parcelles nucléaires. Sur cette coupe optique, l'œuf paraît alors divisé en deux zones bien nettes, dont l'antérieure, d'étendue restreinte, consiste en petites cellules blastolécithiques nucléées, distinctes les unes des autres, et confondues par leurs bases avec le vitellus nutritif sous-jacent. Toutes les autres régions de l'œuf, de beaucoup les plus volumineuses encore, conservent la structure qu'elles avaient précédemment. Il est à remarquer que le vitellus nutritif, directement placé sous les petites cellules antérieures, est lui-même pauvre en granules, et composé presque entièrement par du plasma évolutif. Cela tient à ce qu'il ne va pas tarder à s'organiser à son tour en cellules ; les éléments superficiels vont lui fournir des noyaux, et il donnera naissance aux éléments du feuillet primordial interne.

Les figures 8 et 20 se rapportent à un œuf plus avancé dans la même évolution. La figure 8 donne le relief de cet ovule. Les petits éléments à blastolécithe recouvrent presque

toute son extrémité antérieure. Ils y sont désignés par la lettre *Bl.* Ils y composent une calotte, bien reconnaissable à son aspect. Les cellules composantes sont plus restreintes que les autres, et, à cause de leur pauvreté en granulations, plus transparentes. Les blastomères du reste du corps demeurent dans leur taille primitive et dans leur structure. La coupe optique de la figure 20 dénote que les relations des parties sont semblables à celles de la figure 19 ; seulement les espaces modifiés par la présence des petites cellules sont plus grands. Presque toute la moitié antérieure de l'ovule est recouverte par la calotte des éléments nucléés ; au-dessous, se trouve une zone indivise, également pauvre en granulations, qui passe peu à peu aux parties centrales de l'œuf ; ces dernières sont toujours occupées par un deutolécithe très granuleux. Une modification intéressante commence à s'effectuer dans les zones encore munies des blastomères primordiaux. Les lignes de séparation de ces segments pénètrent moins loin vers le centre qu'au moment des phases précédentes. Un tel fait dénote que ces blastomères s'unissent mutuellement par leurs parties profondes, et ne demeurent isolés que par leurs régions superficielles. Ce mouvement est le contraire de la première segmentation ; lors de celle-ci, les plans de scission pénétraient de la surface vers l'intérieur, et se propageaient suivant cette direction ; dans l'état présent, et par opposition, les blastomères déjà séparés se soudent entre eux, et cette liaison, qui effectue un retour vers l'état primitif, procède de l'intérieur vers la périphérie. Ce phénomène est un des résultats de l'isolement mutuel des deux vitellus. Les blastomères mis en cause ne tarderont pas à se recouvrir, à leur tour, d'une assise de petites cellules composées de blastolécithe ; leurs zones à vitellus nutritif s'uniront ici comme dans la partie antérieure. Seulement, le moment où commence ce dernier phénomène est avancé dans le temps ; il n'attend pas, pour se produire, que les petites cellules superficielles aient fait leur apparition. Il se manifeste en premier lieu, et va en s'accentuant

davantage, de sorte que la coalescence est accomplie, ou peu s'en faut, lorsque les petits éléments périphériques se délimitent à leur tour. L'ovule commence déjà à présenter une indication de sa structure finale. Tout son vitellus nutritif se condense en une seule masse homogène et privée de noyaux, qui constituera la vésicule interne. Tout son vitellus évolutif devient superficiel, conserve les noyaux pour lui seul, et continue à se diviser en cellules distinctes, qui composeront le blastoderme, et les feuillets primordiaux issus de ce dernier.

Une phase, quelque peu plus avancée, est représentée par les figures 9 et 21. La figure 9 exprime le relief de l'ovule mis en cause ; les petites cellules superficielles, constituées par du vitellus évolutif, recouvrent plus de la moitié antérieure de l'ovule ; elles occupent toute la face ventrale, et remontent même sur l'extrémité postérieure. La nature double des segments de l'œuf apparaît avec la plus grande netteté. L'ovule est divisé en deux parts : l'une, désormais plus grande, se compose de petites cellules claires et transparentes; l'autre, d'étendue plus restreinte, est formée par des blastomères maintenus tels qu'ils étaient lors du premier temps de la segmentation. Une fine membrane cuticulaire commence à prendre naissance, et à envelopper l'œuf pour remplacer la membrane vitelline disparue ; parfois, cette pellicule apparaît alors que cette dernière membrane n'est pas encore tombée ; une certaine diversité règne à cet égard parmi les ovules d'une même ponte. La coupe optique, dessinée dans la figure 21, exprime d'une manière plus précise les modifications intimes qui s'effectuent. Cette figure montre les mêmes faits que la figure 20 ; seulement, la disposition propre aux petites cellules blastolécithiques s'étend sur une plus grande surface. D'autre part, ces cellules commencent à s'isoler du côté de l'amas vitellin qui leur est sous-jacent, et certaines d'entre elles offrent des contours complets. Elles diffèrent quelque peu de taille et de forme ; mais cette diversité ne paraît avoir aucune importance. Avant de se recouvrir ainsi d'une paroi entière, leurs noyaux émettent des

parcelles de leur substance dans le vitellus placé immédiatement au-dessous. Ce vitellus, composé en majeure partie par du blastolécithe, s'organise autour de ces éléments nucléaires, et se convertit en cellules. Par ce moyen, l'assise extérieure, tout en s'étendant autour de l'ovule, fournit des cellules situées en dedans d'elle. Cette assise n'est autre que le blastoderme ; à mesure qu'il grandit et s'amplifie, il se subdivise en ses deux feuillets primordiaux. Ces deux impulsions génétiques, d'agrandissement propre et de dédoublement en feuillets, s'accomplissent d'une manière connexe, et progressent simultanément.

Les phénomènes sont exactement semblables à ceux présentés par les *Porcellio*. La seule différence porte sur l'absence, chez ces derniers, de toute segmentation totale de l'œuf. Cette dissemblance écartée, les autres particularités du développement sont identiques. Le vitellus évolutif se sépare du vitellus nutritif, et se porte à la surface de ce dernier ; cette émigration débute au niveau de ce qui sera l'extrémité antérieure de l'embryon, pour s'étendre de là aux autres parties de l'œuf, et se terminer sur la face dorsale. Ce vitellus évolutif prend pour lui tous les noyaux issus de l'œuf fécondé, et se convertit en cellules complètes, superficielles, qui composent le blastoderme par leur ensemble. Tout en prenant ainsi naissance, et se façonnant, ce blastoderme se subdivise en deux plans cellulaires, l'un extérieur et l'autre interne. Le premier occupe exactement la surface de l'ovule ; il se ramène à une assise épithéliale simple, et représente le protectoderme. Le second se compose de cellules, éparses dans le vitellus directement sous-jacent à la couche précédente ; il est le protendoderme. Les phénomènes se répètent donc dans le même ordre, et avec les mêmes qualités ; ils sont essentiellement comparables, et des considérations, identiques à celles déjà exposées au sujet du *Porcellio*, leur sont à tous deux applicables.

Dans les figures 10 et 22, l'extension du blastoderme

approche de sa fin. La figure 10 montre le relief de l'ovule parvenu à cette phase ; les gros blastomères primordiaux ne sont encore à nu que dans la région dorsale de l'ovule, où ils limitent un espace en forme de selle. Partout ailleurs, l'œuf est recouvert par les éléments du blastoderme, ou, pour être plus exact, du protectoderme. Ces cellules gardent le même aspect que dans les états précédents ; elles sont petites, de teinte claire, et se laissent aisément distinguer des gros blastomères dorsanx. — Dans la coupe optique de la figure 22, les divers mouvements génétiques, déjà indiqués auparavant, se retrouvent encore. Le blastoderme se dédouble sur place en ses deux feuillets ; le vitellus nutritif chargé de gros granules constitue une volumineuse vésicule interne ; les plans de séparation des gros blastomères dorsaux diminuent de plus en plus d'étendue, et disparaissent presque entièrement. En somme, l'état final de la planule, avec sa vésicule vitelline intérieure privée de noyaux, et son enveloppe superficielle de blastoderme dédoublé en ses deux feuillets, se manifeste avec la plus grande précision.

Les figures 23, 24 et 25 expriment la fin de cette évolution, qui conduit à la genèse du blastoderme et de ses deux feuillets ; il suffit de les comparer à leurs similaires des planches précédentes pour se rendre compte des modifications apportées. Le protectoderme, le protendoderme, et la vésicule vitelline, sont établis comme leurs homologues des *Porcellio*, et vont continuer leur développement de la même manière. Les blastomères primordiaux sont encore à nu sur un faible espace dorsal, marqué par *Dt* dans les trois figures ; mais cette zone ne va pas tarder à se recouvrir à son tour, et c'est précisément dans cette zone, recouverte la dernière, que se produit la fente divisant en deux moitiés le corps de l'embryon. Cette fente est désignée par la lettre *F* dans la figure 26, qui montre une coupe optique, comme la figure 25 placée en regard d'elle, et l'opposition de ces deux dessins indique les différenciations accomplies. Cette même

figure 26 montre l'ébauche du proctéon, indiquée par la lettre *Pr*, et placée sur la lèvre postérieure de la fente. — Dès ce moment, l'évolution embryonnaire de l'*Asellus* correspond rigoureusement à celle du *Porcellio*, en tant que genèse des feuillets et genèse des organes ; à leur égard, tous les faits exposés dans mon premier mémoire se retrouvent ici.

§ 5. — Résumé et conclusions.

L'ovule des *Asellus aquaticus*, tout en contenant une quantité notable de vitellus nutritif, n'en renferme pas assez pour empêcher une segmentation totale. Le blastolécithe et le deutolécithe sont intimement mélangés, et aucune cicatricule n'existe au préalable. La segmentation est totale, et atteint l'œuf entier. Les blastomères sont coniques, et juxtaposés sur une seule couche qui rayonne autour du centre de l'ovule ; pourtant, la scission ne pénètre point dans cette zone centrale, qui demeure indivise. — Par comparaison avec le *Porcellio*, les phénomènes du développement sont moins altérés. Chez celui-ci, en effet, le vitellus évolutif est, au moment de la fécondation, déjà distinct, et ramassé en une petite cicatricule ; partant, toute segmentation totale lui fait défaut.

Cette division préliminaire achevée, le blastolécithe s'isole du deutolécithe, et se porte à la surface de ce dernier pour constituer la couche superficielle de l'ovule. Il entraîne, dans ce mouvement, les noyaux des blastomères, les conserve avec lui, et se scinde en petites cellules, qui occupent la périphérie de l'œuf ; la région entourée par elles, de beaucoup la plus volumineuse, privée de parcelles nucléaires, perd toute trace de division par la soudure intime de ses éléments, et, constituée par du deutolécithe, compose une vésicule vitelline interne. Les cellules enveloppantes forment, à leur tour, le blastoderme, qui se dédouble immédiatement en ses deux feuillets primordiaux. — Par comparaison avec le *Porcellio*, cette phase est exactement

l'homologue de celle de l'extension de la cicatricule, et de sa conversion en blastoderme. Elle répond, de même, à une migration du blastolécithe vers la surface de l'œuf, à sa possession exclusive de toute la substance nucléaire, et à sa subdivision en cellules, qui s'étendent de proche en proche, en partant de l'extrémité antérieure de l'embryon, pour compléter leur assise sur la face dorsale de ce dernier.

La membrane vitelline disparaît hâtivement, et se trouve remplacée par une couche cuticulaire : par opposition avec le *Porcellio,* où cette membrane persiste. Cette cuticule naît au moment où les premières ébauches du blastoderme se manifestent, et parfois même un peu avant cette date ; elle ne paraît donc pas correspondre, à cause de cette venue précoce, à une cuticule de mue d'un *Nauplius*. De sa présence découlent, sans doute, deux phénomènes remarquables. Le corps de l'embryon, enserré dans elle, et situé dans une cavité incubatrice remplie d'eau (à la suite de l'habitat de ces êtres), diminue de taille au fur et à mesure de la résorption du deutolécithe, mais moins que chez le *Porcellio;* aussi, afin de passer de la forme globuleuse de l'œuf à sa propre forme allongée, il se fend dans sa région dorsale, prend ainsi, d'emblée, un aspect d'individu recourbé sur lui-même, et s'étale ensuite par l'éloignement mutuel des deux parties ainsi séparées. D'autre part, dans le but probable de maintenir tendue l'enveloppe cuticulaire, et de l'éloigner quelque peu du corps pour qu'elle ne gêne point ce mouvement ni les diverses phases de la production des appendices, l'organisme embryonnaire engendre, aux deux bouts de la fente précédente, deux annexes rigides, étendus transversalement, à l'ensemble desquels les auteurs ont donné le nom d'*organe dorsal*, et qui paraissent jouer, autant qu'il est permis de juger en pareille circonstance, un rôle d'écarteurs. Ces pièces sont des annexes embryonnaires stricts, et particuliers à l'embryon ; leur présence résulte d'une adaptation qui lui est propre, et elles ne se maintiennent point jusqu'à l'organisme adulte.

Les considérations, relatives à la valeur de ces phénomènes, autant de ceux tenant au mode de segmentation que de ceux touchant à la formation du corps au moyen d'une fente de clivage, seront exposées dans deux prochains mémoires, dont le premier traitera du développement de la Crevette, et le second de l'Écrevisse. Il suffira de dire ici que la segmentation ovulaire des *Asellus*, de beaucoup la plus répandue chez les Crustacés, est, avec son procédé d'extension progressive du blastoderme par l'emprunt constant du blastolécithe, intermédiaire entre la blastulation de certains des représentants de la classe et la planulation indirecte des *Porcellio;* elle équivaut à une planulation directe, arrêtée dans son développement pour céder la place à une planulation indirecte, et elle répond, d'autre part, à une blastulation dans laquelle les blastomères, à cause de l'abondance du deutolécithe, sont assez volumineux pour atteindre tous le centre de l'ovule. De son côté, la préparation de la forme extérieure du corps par le moyen d'un clivage dorsal, et d'un écartement des parties ainsi obtenues, est une ébauche du clivage, plus précoce et plus profond encore, qui aboutit au même effet chez la *Crevette* et chez l'*Écrevisse*. En ce qui concerne ces derniers animaux, cette fente du clivage, à cause de sa production hâtive et de ses connexions premières, a été considérée par les auteurs comme l'homologue d'une cavité gastrulaire : bien à tort, car elle n'affecte aucune relation génétique avec les ébauches de l'endoderme, ni celles de l'entéron. Le rôle de cette fente, nettement établi au sujet de l'*Asellus,* car il est impossible de se méprendre, à son égard, sur sa genèse et sur ses rapports, demeure exactement conservé chez les deux genres sus-indiqués ; les seules différences portent sur la date de son apparition, et sur ses procédés d'extension.

Par toutes ces qualités de développement, la connaissance de l'*Asellus* est donc nécessaire pour apprécier, avec justesse, plusieurs des phénomènes principaux de l'évolution embryonnaire des Crustacés.

EXPLICATION DES FIGURES.

PLANCHE I

Fig. 1. — Relief d'un ovule entier, recouvert de sa membrane vitelline *Mv*.
Fig. 2. — Relief d'un ovule à 5 blastomères.
Fig. 3. — Relief d'un ovule à 7 blastomères.
Fig. 4. — Relief d'un ovule à 20-22 blastomères.
Fig. 5. — Relief d'un ovule à 35-40 blastomères.
Fig. 6. — Relief d'un ovule parvenu à la fin de la segmentation totale.
Fig. 7. — Relief d'un ovule un peu plus avancé, dans lequel les petites cellules du blastoderme commencent à se former sur l'extrémité antérieure (à gauche, sur la figure).
Fig. 8. — Relief d'un ovule quelque peu plus âgé, dont les petites cellules blastodermiques (*Bl*) forment une calotte plus étendue.
Fig. 9. — Relief d'un ovule, dont la calotte blastodermique occupe plus de la moitié de la surface.
Fig. 10. — Relief d'un ovule, dont la calotte blastodermique *Bl* ne laisse à nu qu'une minime zone dorsale, constituée par les gros blastomères primordiaux *Dt*. La cuticule *Cu* commence à se déposer pour remplacer la membrane vitelline disparue.

PLANCHE II

Fig. 11. — Coupe optique d'un ovule à deux blastomères
Fig. 12. — Coupe optique d'un ovule parvenu à la même phase que celui de la figure 2.
Fig. 13. — Coupe optique d'un ovule parvenu à la même phase que celui de la figure 3.
Fig. 14, 15, 16. — Coupes optiques d'ovules parvenus aux mêmes phases que ceux des figures 4 et 5.
Fig. 17. — Coupe optique d'un ovule parvenu à la même phase que celui de la figure 6. La membrane vitelline existe encore.
Fig. 18. — Coupe optique d'un ovule un peu plus avancé, et à blastomères plus petits que dans celui de la figure précédente.
Fig. 19. — Coupe optique d'un ovule parvenu à la même phase que celui de la figure 7.
Fig. 20, 21, 22. — Coupes optiques d'ovules parvenus aux mêmes phases que ceux des figures 8, 9 et 10. — Tout en augmentant d'étendue, le blastoderme se dédouble ; la lettre *Pen* désigne les éléments du protendoderme, son feuillet primordial interne.

PLANCHE III

Fig. 23, 24, 25. — Structure d'un embryon, pris au moment où se façonnent les ébauches des premières paires d'appendices et de l'organe dorsal; la figure 23 exprime la forme extérieure par une vue de dessus, et la figure 24 par une vue latérale; la figure 25 se rapporte à une coupe optique. — *Cu*, cuticule; A^1, A^2, A^3, A^4, paires des appendices; *Dt*, blastomères primordiaux; *Bl*, blastoderme et *Pen*, son protendoderme; *Og*, organe dorsal des auteurs. — Par comparaison avec les figures 8-10 et 20-22, les cellules du blastoderme sont trop petites et trop serrées pour être appréciables dans l'aspect extérieur. La lettre *Dt* s'applique à tout le deutolécithe, tout aussi bien l'interne que celui des blastomères non encore recouverts.

Fig. 26, 27, 28. — Structure d'un embryon un peu plus avancé que le précédent, pris au moment où il engendre sa fente dorsale; la figure 26 exprime une coupe optique; les figures 27 et 28 se rapportent à la forme extérieure, vue latéralement et par dessus. — Mêmes lettres que dans les figures précédentes; le protectoderme commence à produire les ébauches du cerveau *Ce* et de la moelle ventrale *Mv*; *F*, fente dorsale, limitée par l'ectoderme; *Pr*, proctéon vu en coupe dans la figure 26, montrant seulement son orifice externe dans la figure 28.

Fig. 29, 30. — Aspect extérieur de deux embryons un peu plus avancés que le précédent; l'individu de la figure 30 est plus jeune que celui de la figure 29. — Mêmes lettres que dans les autres figures de la même planche; At^1 s'applique au premier appendice thoracique (péréiopode). — A la suite de la diminution totale de la masse du corps, consécutive à la résorption du deutolécithe, la fente dorsale *F* s'élargit, et le corps apparaît replié sur lui-même.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

DES AUTEURS CITÉS DANS CE MÉMOIRE.

Beneden (Ed. Van). — *Bull. Acad. roy. de Belgique*, 1869, t. II.
Dohrn (A.). — *Zeitsch. f. Wiss., Zool.*, 1867.
Nussbaum (J.). — *Abh. Krak. Akadem.*, 1893.
Roule (L.). — *Ann. s. nat., Zool.*, 1894.
Ulianin. — *Zeitsch. f. Wiss., Zool.*, 1881.
Valle (Della). — *Fauna und Flora... Neapel*, t. XX, 1893.

POST-SCRIPTUM.

Au moment de donner le bon à tirer de ce mémoire, je lis, dans le *Zoologisches Centralblatt* du dernier mois de septembre, un article consacré par M. R. S. Bergh à mon précédent travail sur le développement du *Porcellio Scaber*. J'ai répondu à M. R. S. Bergh, comme il convenait, dans le numéro de novembre-décembre de la *Bibliographie anatomique;* pour moi, de ce côté, une telle polémique a pris fin. — Je me permets, maintenant, de rappeler les termes de l'introduction générale placée au début de mon travail sur le développement du Cloporte : mon intention est de publier une suite d'études embryologiques sur les Crustacés, que terminera, tous les résultats de mes recherches présentes étant exposés, une discussion approfondie sur les faits observés par mes devanciers, sur les miens, et sur l'interprétation qu'il convient d'en donner. Mon étude sur l'embryologie du *Palemon* est à l'impression; celle qui suivra s'applique à l'*Astacus;* les deux dernières s'adressent au *Cyclops* et à l'*Artemia*. Dans l'exposé final, je résumerai les données saillantes du développement des Crustacés, telles qu'elles découlent de toutes les recherches, je les comparerai mutuellement, et, d'une manière impartiale, j'essaierai d'en tirer une conclusion générale ; les naturalistes auront ainsi les éléments nécessaires pour se prononcer en connaissance de cause.

L. R.

NOTE SUR L'ODONTOGRAPHIE

DES

GANOIDEI CHONDROSTEI

Par M. N. ZOGRAF, de Moscou.

En 1870, E. D. Pœlzam, qui occupait alors la place de conservateur du Musée zoologique de l'Université de Kazan, décrivait chez des sterlets très jeunes, obtenus par la fécondation artificielle des œufs de ce poisson, des dents qui se trouvaient, selon lui, sur les maxilles, les mandibules, le vomer et les arcs branchiaux (1).

Peu de temps après Pœlzam, l'existence de dents chez les jeunes sterlets fut signalée par le docteur Knoch (2) qui ne les avait aperçues que sur les maxilles et les mandibules et qui supposait qu'elles ne subsistent que pour un temps très court, vu qu'elles tombaient très facilement.

En 1876, parut l'ouvrage classique du professeur Oscar Hertwig (3) qui signala que, chez certains Ganoïdes cartilagineux, les dents des arcs branchiaux subsistent pendant toute la vie. Tel est, par exemple, le sterlet *Acipenser ruthenus L.*, dont, suivant Hertwig, les dents branchiales ont l'apparence de cônes irréguliers assez larges (fig. 1), avec une large cavité intérieure extrêmement développée, d'assez minces parois de la dentine, dans laquelle on peut distin-

(1) *Procès-verbaux des séances de la Société des Naturalistes de l'Université de Kazan.* 1re année, 1869-1870. Kazan, 1870 (en russe).

(2) *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*, année 1871.

(3) *Morphologisches Jahrbuch, herausgeg. v. C. Gegenbaur.* Zweiter Band, 1876. — Oscar Hertwig. *Ueber das Hautskelet der Fische.*

guer le commencement des canaux dentaires, et une mince couche d'émail au sommet.

La description faite par Hertwig est si exacte, sauf l'insuffisance d'indications micrométriques, qu'il ne reste rien à y ajouter.

En 1878, la littérature zoologique russe s'enrichit de deux ouvrages parus simultanément qui apportèrent beaucoup de données nouvelles à cette branche de l'odontographie. Ces ouvrages sont : une monographie classique sur l'histoire du développement du sterlet, publiée par M. le professeur V. Zalensky en deux parties, en 1878 et en 1880 (1), et parue également en abrégé dans les *Archives de Biologie* de 1881, et l'ouvrage d'un zoologue de Saint-Pétersbourg, M. P. Pavlow, consacré spécialement à l'étude des dents du sterlet (2).

Tandis que M. le professeur V. Zalensky s'attache principalement à la structure et au développement de la dent, M. Pavlow apporte surtout son attention à son importance morphologique, sa disposition et ses dimensions.

Suivant ces deux auteurs, à l'âge de 2 à 6 semaines, les dents du jeune sterlet sont disposées sur les parties suivantes : les maxilles, les mandibules, les os palatins, le vomer et l'arc branchial antérieur (fig. 2).

En 1887 j'ai fait paraître dans le *Biologisches Centralblatt* deux notices consacrées aux dents des Ganoïdes cartilagineux (3). Dans ces notices, ainsi que dans la première livraison de mon grand ouvrage sur l'organisation des

(1) *Travaux de la Société des Naturalistes de l'Université Impériale de Kazan*, t. VII, fasc. 3. — *Histoire du développement du sterlet* (Acipenser ruthenus), par le prof. V. Zalensky. — 1re partie. *Développement embryonnaire*, 1878. — 2e partie. *Développement post-embryonnaire et développement des organes*, 1880 (en russe).

(2) *Travaux de la Société des Naturalistes de Saint-Pétersbourg* (publiés sous la direction de A. Békétow, membre du conseil de la Société, t. IX, Saint-Pétersbourg, 1878). — P. Pavlov. *Recherches sur les dents des sterlets* (en russe).

(3) N. Zograf. *Ueber die Zähne der Knorpelganoide* (*Nachtrag. Biologisches Centralblatt*, 1887).

esturgeons de la Russie (1), parue la même année, j'ai étendu le nombre des Ganoïdes cartilagineux armés de dents, après en avoir trouvé chez l'*Acipenser ruthenus*, chez les jeunes *Acipenser stellatus*, chez le *Scaphyrhinchus Fedtschenkoï Kessl.* et le *Scaphyrhinchus Kaufmannii* Bogd. provenant de l'Asie centrale.

Comme les dents se conservant pendant toute la vie chez les *Ganoidei Chondrostei* qui habitent les rivières de l'Asie orientale (*Psephurus gladius*) et, tout en n'existant guère qu'à l'état embryonnaire chez la forme la plus occidentale des esturgeons des rivières russes (*Acipenser ruthenus*), se rencontrent néanmoins chez les esturgeons de l'Asie centrale qui, bien qu'encore jeunes, se rapprochent davantage de l'âge adulte, j'émettais alors l'hypothèse que les formes d'esturgeons vivant dans les eaux situées entre la Russie d'Europe et la Chine conservent leurs dents sinon toute la vie, du moins pendant un temps assez long.

J'ai répété presque la même chose dans un article publié dans le journal anglais *Nature* (2), dans lequel j'attirais l'attention sur l'intérêt qu'offrirait l'étude des esturgeons à ce point de vue dans les autres cours d'eau du globe.

Depuis cette époque je n'ai pas cessé de recueillir des matériaux sur la question qui m'intéressait et, pendant ces dernières années, grâce à l'obligeance de M. l'étudiant P. Ignatov et MM. Lidsky et A. Mestchersky, j'ai pu obtenir quelques esturgeons sibériens adultes (*Acipenser Baerii Br.*) d'une taille de 428, 516 et 611 millimètres, un jeune *Scaphyrhinchus* d'environ un an et demi et un sterlet à peu près du même âge, ce qui m'a permis d'étendre considérablement et de compléter ce que j'avais écrit sept ans auparavant.

(1) N. Zograf. *Matériaux pour servir à l'étude de l'organisation du sterlet* (*Acipenser ruthenus* Z). Livr. I [*Travaux du laboratoire du Musée zoologique de l'Université de Moscou*, publiés sous la direction de A. P. Bogdanow, t. III, fasc. 3, Moscou, 1887 (en russe)].

(2) Nicholas Zograf. *On some of the affinities between the Ganoidei Chondrostei and other Fishes* (*Nature*, 1888).

A cela se borne probablement tout ce qui a été écrit sur un sujet aussi intéressant que l'étude des dents de ce groupe original des poissons.

En passant à la description des dents des divers poissons appartenant aux Ganoïdes cartilagineux, je ne puis m'empêcher de regretter de n'avoir pas réussi à me procurer des dents de cette forme de l'Orient asiatique si intéressante, mais encore si peu étudiée, que l'on connaît sous le nom de *Psephurus gladius* et au sujet des dents de laquelle on sait qu'elles existent et qu'elles ressemblent à celles d'une autre forme parente, mais vivant de l'autre côté du Grand Océan, le *Polyodon folium* Lac.

Si je n'ai pas réussi à obtenir de dents du *Psephurus gladius*, j'ai pu, grâce à l'obligeance de M. le docteur Günther, de Londres, et M. le professeur Bogdanov, de Moscou, recevoir des dents conservées dans de l'alcool ou sèches du *Polyodon folium* et je les ai étudiées soit au moyen du polissage à l'état sec, soit au moyen de coupes après leur décalcination.

Les dents de ce poisson, gigantesques en comparaison de celles des autres esturgeons, sont très petites ; elles atteignent en longueur 0,630 et même 0,8 de millimètre. Leur forme est conique et s'élargit considérablement vers le bas; les parois ne sont pas droites, mais un peu recourbées comme le cône d'un volcan ; elles passent progressivement dans une plaque osseuse qui leur sert de base et qui chez le *Polyodon* se rattache étroitement aux parties ossifiées de la mâchoire ou du palais. En ce qui concerne la disposition des dents du Polyodon, elles sont disposées sur la mâchoire (*maxillare et dentale mandibulæ*) sur deux ou trois rangs ; sur les os palatins elles sont disposées en rangées inégales (1). Le niveau de consolidation des dents aux parties osseuses n'est pas régulier ; sur les os du palais et des maxilles les dents des rangs antérieurs sont un peu plus élevées que celles

(1) Comme je n'ai pu endommager les exemplaires en ma possession, je ne peux rien dire des dents du vomer.

des rangs postérieurs. C'est pourquoi, en pratiquant le polissage sur la limite de deux rangées de dents qui se touchent, on peut voir sur les préparations des dents voisines consolidées aux os à diverses hauteurs (fig. 3). Les dents ont une cavité relativement grande occupée par la pulpe et, comparativement à cette cavité, les parois sont d'une épaisseur très peu considérable. Chez la dent, dont la coupe est représentée par la figure 4 et dont la longueur est de 0,413 et la plus grande largeur de 0,206 de millimètre, la longueur de la cavité est égale à 0,357 de millimètre, sa plus grande largeur de 0,131 de millimètre, l'épaisseur des parois à l'endroit le plus épais est de 0,056 de millimètre et, à l'endroit le plus mince, de 0,028 de millimètre. La cavité de la pulpe dentaire communique directement avec les canaux de la substance osseuse de la mâchoire et des os palatins (V. fig. 3), par lesquels les vaisseaux et les fibres nerveuses entrent dans la dent.

Les parois de la dent du Polyodon apparaissent, dès le premier examen au microscope, comme sillonnées d'une foule de canaux dentaires, massés surtout vers la partie supérieure de la dent. Si l'on examine celle-ci à un petit grossissement, ces canaux paraissent peu nombreux, courts et formant peu d'embranchements ; mais il en est tout autrement si on les observe à un fort grossissement après les avoir préparés d'avance d'après la méthode de Ranvier. Les polissages minces, préparés d'après cette méthode, montrent, à un fort grossissement, que la dent se compose de deux couches ; une couche extérieure très mince, très ferme, sans structure et correspondant à la couche d'émail (fig. 4) et une couche intérieure d'une dentine plus épaisse. La couche d'émail (*em.*) est très mince et ne se voit bien qu'avec les plus forts grossissements (système homogène de Leitz à $\frac{1}{16}$) ; elle ne s'étend pas sur toute la dent, mais recouvre seulement son sommet, tandis que les parties recouvertes par l'épiderme qui tapisse la surface de la mâchoire ou du

palais sont privées d'émail. Il n'est pas sans intérêt de savoir que la couche d'émail se remarque aussi sur les coupes décalcinées de la dent sous forme d'une enveloppe externe plus colorée (fig. 5). En tous cas la couche d'émail est ici beaucoup moins considérable que chez les Ganoïdes osseux, par exemple chez le *Lepidosteus osseus* (fig. 6).

La dentine n'est pas aussi simple qu'elle paraît à un faible grossissement. On peut y distinguer deux couches : une couche intérieure et une couche extérieure. Ces couches semblent bien nettement délimitées, même à des grossissements moyens, par exemple avec le système n° 6 de Leitz, n° 7 de Hartnak, etc. A ces grossissements, la couche intérieure (*vd. in.*) semble sillonnée d'une foule de canaux se ramifiant considérablement et remplissant toute la substance ferme et sans structure de la dentine, tandis que dans la couche extérieure, on ne remarque pas ces canaux. Les plus forts grossissements montrent néanmoins que dans la couche extérieure de la dentine (*vd. ex.*), il existe également de minces ramifications de ces canaux, mais elles sont si ténues qu'elles n'apparaissent que lorsque la dent est imbibée de bleu d'aniline et qu'on examine un mince polissage de la dent, traité soit par l'immersion à l'huile, soit par les plus forts systèmes d'immersion à l'eau.

Les ramifications les plus ténues des canaux se recourbent dans la direction de la base de la dent et il m'a paru aussi bien sur les fins polissages que sur les coupes de la dent décalcifiée (fig. 5), qu'elles se réunissent l'une à l'autre en arc très fin, comme cela arrive pour les canaux dentaires du *Lepidosteus osseus* (fig. 6), ainsi que l'a démontré Agassiz (1), il y a près d'un demi-siècle.

Les canaux de la dentine sont beaucoup plus développés dans la partie supérieure de la dent que dans la partie inférieure, voisine de la base ; dans la plaquette qui sert de base ces canaux font défaut et la plaquette elle-même a la struc-

(1) L. Agassiz. *Recherches sur les poissons fossiles.* Neuchâtel, 1852, t. II.

ture d'un os. Cette structure néanmoins, n'est pas semblable à la structure typique des os des vertébrés, mais elle appartient à un type d'os que l'on pourrait appeler substance osseuse particulière à la dentine, c'est-à-dire, sillonnée de canaux dans toutes les directions et ne renfermant pas trace de corpuscules osseux. Cette substance osseuse a été décrite pour beaucoup de poissons par Kölliker (1) et étudiée en détail dans la suite par Köstler (2). Du reste la plaquette qui sert de base à la dent du *Polyodon* est souvent si petite qu'il est très difficile de la distinguer des parois de la dent elle-même, qui vont en s'épaississant peu à peu.

De tout ce que je connais par les ouvrages traitant de l'odontographie, c'est que les dents du *Polyodon* sont celles qui se rapprochent le plus des dents dermiques des Ganoïdes osseux, étudiées par Oscar Hertwig. On peut s'en convaincre en comparant nos dessins avec ceux de ce savant (3) (fig. 8, Pl. III, fig. 5 et 4, Pl. I); les plaquettes de base se distinguent également par la quantité de corpuscules osseux et çà et là par le caractère dentineux de l'os. Hertwig a même réussi à voir sur un individu adulte des structures moyennes entre la dentine et l'os, ou bien rappelant la dentine à l'état de développement (Pl. III, fig. 5); l'émail ne recouvre également que le sommet de la dent en laissant complètement à nu la plus grande partie de ses parois (Pl. I, fig. 6).

Si nous examinons maintenant la structure de la substance qui remplit la cavité de la dent, nous verrons que cette dernière est entièrement occupée par un tissu conjonctif mou (fig. 4 et 5). Dans le voisinage immédiat de la paroi de la dent se trouve une mince couche de substance qui, grâce à un long séjour dans l'alcool et à une décalcification prolongée, ne présente pas une structure satisfaisante. Cette

(1) *Verhandlungen der physikalisch-medicinischer Gesellschaf zu Würzburg*, Band VIII. — Alb. Kölliker. *Ueber verschiedene Typen in der mikroscopischen Structur des Skeletes der Knochenfische.*

(2) *Zeitschrift für wissenschaftliche. Zoologie*, Band XXXVII, 1882. — Max Köstler. *Ueber die Knochenverdickungen am Skelette von Knochenfischen.*

(3) *Mor. Jahr.* Band V.

substance pénètre aussi dans les canaux de la dentine, où elle se teint d'un carmin plus vif, tandis que la partie qui tapisse la paroi intérieure de la dent est moins colorée et qu'on n'y observe guère, disséminées çà et là, que des fragments plus fortement colorés (fig. 4).

Dans la pulpe de la dent on peut distinguer çà et là les cellules et les fibres du tissu conjonctif (*cjt.*); entre autres, on y remarque des vaisseaux (*vs.*) et les ramifications des nerfs (*nr.*).

Passant maintenant aux dents du sterlet, je m'arrêterai d'abord à ce que M. Pavlov écrit à ce sujet.

Suivant M. Pavlov, au fur et à mesure que le sterlet avance en âge, ses dents subissent quelques modifications. Pendant la période qui s'étend entre deux à six semaines après sa naissance, les dents des mâchoires commencent à tomber, tandis que leur nombre augmente sur le vomer, et principalement sur le palais et le premier arc branchial et que, en outre, elles apparaissent même sur le second arc branchial. Les dents des mâchoires sont disposées par rangées régulières, tandis que celles du palais, du vomer et des arcs branchiaux ne se trouvent pas dans un ordre déterminé. Elles ne sont pas fixées non plus d'une manière uniforme. Celles du palais, des branchies et du vomer sont fixées sur les cartilages au moyen des plaquettes dentaires, tandis que celles des mâchoires sont disposées dans des alvéoles spéciales. Il arrive souvent que les dents sont recouvertes d'une membrane mucilagineuse, de telle façon que leur extrémité seule apparaît à l'extérieur. Le nombre des dents varie de chaque côté : sur les maxilles, de 3 à 5 ; sur les mandibules, de 3 à 7 ; sur les os du palais, chez les alevins de 2 à 10 et chez les poissons adultes de 17 à 40 ; sur le premier arc branchial des alevins de 4 à 9, et chez les adultes de 5 à 28 ; sur le vomer de 4 à 9.

Je suis d'accord avec M. Pavlov, excepté sur un point, les dents palatines. Sur les jeunes individus bien conservés, ces dents sont disposées sur deux arcs réguliers ; sur chaque arc il y a trois rangées, dont l'antérieure possède des dents

très peu développées et devant probablement bientôt disparaître, tandis que les deux dernières rangées se redressent avec l'âge et deviennent très régulières (fig. 7).

Passant ensuite à la description de M. le professeur Zalensky, nous voyons qu'il dit que les dents du sterlet sont disposées sur les maxilles et les mandibules et sur les cartilages palatins (1). Selon lui, les dents des mandibules et des maxilles sont disposées en rangs dans la proportion de $\frac{9.9.}{5.5.}$, et la quantité de celles qui se trouvent sur la paroi supérieure du pharynx est ordinairement insignifiante. Quant à la structure de la dent à son plus haut stade de développement, M. le professeur Zalensky la décrit ainsi : La dent forme un cône vide dont la paroi (chez un sterlet de trois semaines) se compose d'une couche assez épaisse de substance uniforme et brillante, la dentine, dans laquelle il n'y a pas traces de structure et où les tubes dentineux font défaut (2). L'extrémité des dents, sans le secours de réactifs, ne se distingue en rien du reste de la masse de la dentine ; mais comme les réactifs, par exemple l'acide muriatique, rendent l'extrémité de la dent plus émoussée et la séparent du reste de la surface par une dépression bien tranchée, il faut supposer que, sous l'action de cet acide, la couche périphérique qui recouvre le sommet de la dentine se dissout et laisse à nu la superficie de cette dernière. La dent se tient sur un mamelon cutané d'origine mésodermique. Le mamelon dentaire, suivant M. Zalensky, se compose de grandes cellules semblables à celles de l'épithélie, en forme de polyèdre et intimement unies les unes aux autres (3). A l'extérieur, la dent est recouverte d'une petite gaine dentaire ; ce fourreau, selon ce savant, est formé par l'exoderme, principalement par sa couche inférieure qui recouvre toutes les inégalités de surface du mésoderme et s'élève au-dessus du mamelon

(1) *Loc. cit.*, p. 237 et 238.
(2) *Loc. cit.*, p. 263 et 264.
(3) *Loc. cit.*, p. 262.

dentaire (1). Pendant le développement ultérieur de la dent, les cellules de sa gaine croissent et deviennent cylindriques, en outre, les cellules supérieures sont plus grandes que les cellules inférieures. A la fin du développement ces cellules supérieures deviennent plus petites, et la dent toute formée perce le sommet de la gaine et fait pénétrer son extrémité pointue dans la couche dermique (2). Enfin, dans les stades où les dents atteignent leur plus grand développement, elles sont disposées sous la masse de la couche dermique ou du tissu conjonctif et les gaines dentaires ne sont plus reliées par une couche d'épiderme, mais disposées séparément autour de chaque dent (3).

Revenant maintenant à mes propres recherches sur les dents du sterlet, je crois nécessaire de prévenir que les seuls matériaux que j'aie eus en ma possession se bornaient principalement à des sterlets de trois semaines, et encore en très petit nombre, et à un bel exemplaire d'un peu plus d'un an. En tenant compte de cette circonstance et aussi du fait que les recherches de MM. Zalensky et Pavlov ont été faites avec beaucoup de soins, je ne pourrai pas ajouter beaucoup à ce que ces grands travaux nous font déjà connaître.

Je commencerai par le nombre et la disposition des dents. Le nombre des dents du sterlet varie considérablement, ainsi que l'indique M. Pavlov. Tandis que M. le professeur Zalensky donne comme formule plus ou moins habituelle $\frac{9.\ 9.}{5.\ 5.}$, j'ai rencontré des exemplaires avec la formule $\frac{6.\ 6.}{5.\ 5,}$ et $\frac{8.\ 8.}{5.\ 5.}$, et autres formules; d'ailleurs l'honorable savant lui-même, à la pl. X, fig. 95 de sa monographie, représente un sterlet avec formule dentaire de $\frac{7.\ 7.}{5.\ 5.}$. Comme on le voit par ces formules, le nombre des dents maxillaires est le seul qui change, tan-

(1) *Loc. cit.*, p. 261.
(2) *Loc. cit.*, p. 264.
(3) *Loc. cit.*, p. 265.

dis que le nombre de celles des mandibules reste toujours le même, c'est-à-dire égal à dix.

Les dents palatines sont de moindre dimension que celles de la mâchoire : elles sont situées sur les cartilages palatins, près de leurs limites postérieures, et séparées de l'extrémité postérieure des cartilages par une plaque cartilagineuse plus élevée. Si l'on débarrasse avec précaution le palais d'un sterlet de trois semaines de son épiderme et de la partie de la peau qui recouvre les dents, on peut voir que les dents palatines sont disposées sur deux courtes rangées, contenant chacune de 4 à 7 ou 8 dents ; de plus à de faibles grossissements, on n'aperçoit que les plus grandes d'entre elles. Si au contraire on examine une préparation de ce genre à un fort grossissement, en avant de ces deux rangées on en découvre encore une troisième, composée exclusivement des mamelons dentaires et des gaines qui les recouvrent. Tandis que les dents des deux derniers rangs se développent chez les sterlets plus adultes jusqu'à un certain âge, celles du rang postérieur embryonnaire ne croissent pas davantage. Du moins je ne les ai pas trouvées chez un sterlet ayant une longueur de 115 millimètres, de la tête à la queue, tandis que les dents des autres rangées s'étaient si bien conservées que j'ai pu enlever, au moyen d'aiguilles, l'enveloppe mucilagineuse qui les recouvrait à moitié et les laisser unies aux parties situées plus bas. L'âge d'un sterlet de cette taille, au dire de nos pêcheurs, dépasse une année, ce qui est en contradiction avec l'hypothèse de M. le professeur Zalensky, suivant lequel les dents du sterlet ne se conserveraient pas au delà de l'âge de deux mois.

Les traces de l'endroit où se trouvaient les dents palatines du sterlet restent visibles pendant toute la vie, sous forme de petits paliers, situés sur les deux petites saillies arquées antérieures qui traversent en large tout le palais de ce poisson. La figure 8 représente le palais d'un jeune sterlet, privé même de ses dents palatines; les paliers sont colorés en rouge (fig. 8 *dt.*).

Les dents des mâchoires ont la forme caractéristique, avec sommet séparé par une dépression, que décrit M. le professeur Zalensky. Sur les dents palatines je n'ai pas aperçu de dépression, quel que soit le réactif employé, et elles ont plutôt une forme conique ou rappelant celle d'un volcan, que l'on observe chez les dents du *Polydon folium* adulte ; il me semble que la dépression des dents de la mâchoire chez le sterlet est un phénomène habituel, qui n'est qu'accentué par les acides, mais n'est pas causé par eux.

L'étude des dents, principalement de celles du palais, à de forts grossissements donne beaucoup de résultats intéressants. La cavité de ces dents est très vaste et la paroi, formée par la dentine, très mince. Sur quelques dents, sur la surface intérieure de la paroi de la dentine, j'ai aperçu de légers enfoncements qui sont peut-être les points de départ des canaux dentaires ; ces enfoncements sont si petits et si peu marqués qu'il m'a été très difficile de les représenter sur les dessins. Les plus forts grossissements (système homogène de Leitz à 1/16) montrent toujours sur les dents palatines, et quelquefois sur celles des mâchoires, une mince couche de substance transparente, réfractant la lumière plus fortement que la dentine et nettement séparée de cette dernière ; cette substance n'est probablement pas autre chose que l'émail. Sur les dents des mâchoires l'émail tend à disparaître même sous l'action de l'alcool légèrement acidulé après sa coloration par le borax carmin, tandis que sur les dents palatines il se conserve même après cette opération. Autant qu'on peut en juger par la description du développement des dents faite par M. Zalensky dans sa monographie, l'attention de ce savant s'est surtout portée sur les dents des mâchoires. C'est probablement pour cela qu'il n'a constaté la présence de l'émail sur les dents du sterlet que d'une manière pour ainsi dire indirecte et non pas par l'observation immédiate.

Les dents palatines sont un peu plus petites que celles de la mâchoire. Par exemple, chez un individu dont les dents

de la mâchoire variaient de longueur entre 0,0752 et 0,0940 de millimètre, celles du palais ne dépassaient pas 0,0658 de millimètre et descendaient même jusqu'à 0,0061 de millimètre.

La découverte des dents chez un exemplaire très jeune de sterlet et leur présence chez un *Polyodon folium* adulte, forme éloignée d'*Acipenser ruthenus*, tant par l'habitat que par l'organisation, m'ont conduit à tirer quelques conclusions et quelques hypothèses théoriques. Je me suis mis à observer, autant que cela m'était possible, divers représentants des Ganoïdes actuellement vivants, tant au point de vue de la place qu'ils occupent dans le système qu'à celui de leur organisation et de leur distribution géographique.

MM. Alénitsyne et M. Bogdanov (1) ont signalé ce fait intéressant que les représentants du genre *Scaphirhynchus*, de ceux du genre *Acipenser* sont répartis d'une façon relativement très étendue sur l'hémisphère septentrional du globe terrestre. Se basant sur ce que les représentants du genre *Scarphirhynchus* se trouvent dans des régions aussi distantes l'une de l'autre que le bassin de la mer d'Aral et celui du Mississipi, ces savants en concluent la haute antiquité de cet animal, sa grande expansion durant les périodes anciennes et sa parenté avec des formes encore plus anciennes, telles que *Cephalaspidæ*. En mentionnant un grand nombre de poissons communs aux deux continents de l'hémisphère boréal, M. Alénitsyne a passé, entre autres, sous silence le genre *Polyodon* qui compte des représentants aussi distants les uns des autres que, par exemple, le *Polyodon folium* du bassin du Mississipi et le *Polyodon gladius* du Yan-tse-Kiang. En tenant compte des considérations de M. Alénitsyne, parlant en son nom et au nom de M. le professeur Bogdanov, le genre *Polyodon* peut être regardé comme tout aussi ancien que le genre *Scaphirhynchus*, si

(1) *Travaux de la Société des Naturalistes de Saint-Pétersbourg*, t. VII. 1876. — V. D. Alénitsyne. *Quels sont les phénomènes de l'histoire du globe qu'indiquent les traits caractéristiques des esturgeons?* p. LIX-LXVIII (en russe).

l'on admet l'existence, pendant les anciennes époques zoologiques, d'un continent entre l'Europe et l'Amérique dans le grand Océan, ou même plus ancien encore si on admet, comme le fait M. Alénitsyne, l'existence d'un continent à la place de l'océan Atlantique.

Partant de cette hypothèse que, dans la comparaison de deux animaux, l'un moins ancien et connu dans ses stades d'âge les moins avancés et l'autre plus ancien mais moins étudié, on peut par déduction supposer chez le second l'existence, soit à l'âge adulte, soit dans le premier âge qui succède à la vie embryonnaire, des indices qui sont caractéristiques pour le premier durant l'existence embryonnaire, je m'attendais à trouver chez les plus anciens représentants des *Acipenserides*, c'est-à-dire chez les genres *Polyodon* et *Scaphirhynchus*, à l'état adulte ou dans les stades du développement post-embryonnaire, des indices semblables à ceux de l'embryon du sterlet très jeune. Je comptais, entre autres, les dents comme faisant partie de ces organes supposés. Cette hypothèse s'est justifiée pour le *Polyodon* à l'aide d'un fait connu depuis longtemps ; pour le *Scaphirhynchus*, mes hypothèses théoriques ont été confirmées par l'expérience, car il s'est trouvé que les dents existaient tant chez le *Scaphirhynchus Kaufmannii* de l'Amou-Daria, que chez le *Scaphirhynchus Fedtschenkoï* du Syr-Daria.

Chez le *Scaphirhynchus Kaufmannii*, j'ai constaté l'existence des dents aussi bien sur les individus jeunes que sur les individus adultes bien que pas encore très âgés. Chez le *Scaphirhynchus Feltschenkoi Kessl.* Des dents ont été découvertes sur l'individu même qui avait servi à Kessler pour décrire cette espèce du genre *Scaphirhynchus* et qui avait été reconnu par notre regretté ichthyologue pour un individu adulte quoique encore jeune. La longueur du *Scaphirhynchus Kaufmannii* possesseur de dents atteignait 380 millimètres, celle du *Scaphirhynchus Fertschenkoi* 315 millimètres; un *Scaphirhynchus Kaufmannii* de 465 millimètres n'avait déjà plus de dents.

Chez les deux espèces de ce genre il ne reste que les dents du palais et celles des branchies. Les dents palatines sont disposées exactement comme celles du sterlet, c'est-à-dire dans les deux moitiés du palais, sur les deux cartilages palatins, non loin du bord postérieur, dont elles sont également séparées par une saillie cartilagineuse. La seule différence, c'est que les groupes de dents sont plus étendus, plus réguliers et beaucoup plus éloignés l'un de l'autre (fig. 9). Chez un jeune *Scaphirhynchus Kaufmannii*, long de près de 380 millimètres, j'ai compté 54 dents dans chaque groupe; celles-ci sont disposées sur trois rangs, à raison de 18 par rangée (voir fig. 10); les rangs antérieur et moyen sont occupés par les plus grosses dents, celui de derrière par les plus petites. Chez un individu, long de 115 millimètres, qui m'a servi pour la préparation représentée par la figure 10, j'ai compté sur la rangée intérieure 18 et 20 dents, sur celle du milieu 18 et 18 dents et sur celle de derrière 15 et 17 dents. Chez un *Scaphirhynchus Fedtschenkoï* adulte que j'ai étudié, le nombre des dents était un peu moindre; elles étaient aussi disposées sur trois rangs, mais, au lieu de 18, il n'y en avait que 11 par rang de sorte que la quantité totale pour chaque groupe était de 33.

Par leur structure, les dents de l'une et de l'autre forme rappellent étonnamment celle des dents embryonnaires du sterlet, tel qu'elle est décrite par M. le prof. Zalensky. Ces dents reposent sur des mamelons et sont recouvertes sur la plus grande partie de leur surface par l'épithélie, de même que celle du sterlet d'un mois. Si l'on examine d'en haut le groupe dentaire, à de très faibles grossissements, les dents apparaissent à peine visibles; cela provient, de même que pour les dents du sterlet, de ce qu'elles sont enfermées, dans leur partie la plus large, dans l'épiderme de la peau qui recouvre le palais; les extrémités des dents sont seules à découvert et font saillie à travers l'enveloppe. En outre, autour de ces extrémités, l'épiderme s'évase un peu et forme

des fossettes assez visibles au centre desquelles les dents font saillie (voir fig. 11). La dent est facile à débarrasser des tissus qui l'entourent pour subir une préparation tout en conservant sa gaine, c'est-à-dire l'épithélie qui la recouvre. Sur les coupes de dents décalcinées du *Scaphirhynchus Kaufmannii*, on voit bien que le tissu du mamelon qui remplit la cavité de la dent se prolonge sans interruption dans le tissu conjonctif de la peau de la bouche, mais les éléments qui constituent le tissu du mamelon ont une structure autre que le tissu conjonctif du cuir situé tant au-dessous de l'épithélie que dans les couches plus profondes. Il a l'apparence de cellules fusiformes; en outre, près de la paroi même de la dent, on remarque des fibres encore plus ténues, délicates et plates, qui portent les traces de leur origine cellulaire (fig. 11).

Les dents du *Scaphirhynchus Fedtschenkoï*, ont à peu près la même structure, avec cette différence qu'elles sont plus ténues et que l'épithélie forme autour d'elles un revêtement en forme de gaine qui descend jusqu'à leur base. Ici la pulpe de la dent porte un caractère encore plus embryonnaire et sur la paroi, dans sa partie supérieure, on remarque les vestiges des canaux de la dentine (fig. 12). Enfin, l'émail des dents du *Scaphirhynchus Fedtschenkoï* est bien plus visible que celui des dents du *Scaphirhynchus Kaufmannii* et de l'*Acipenser ruthenus*.

Prenant en considération la position des dents sur le palais du jeune sterlet et du *Scaphirhynchus*, j'ai recherché s'il n'en existait pas aussi des vestiges sur les esturgeons adultes. Effectivement, dans les endroits qui correspondent aux saillies recouvertes de dents du *Scaphirhynchus*, j'ai remarqué chez les sterlets, esturgeons stellifères, et autres de petites saillies correspondant à celles qui portent des dents chez les formes que j'ai déjà citées. Au centre de ces saillies chez les sterlets et les esturgeons stellifères, on remarque un petit palier dont l'épiderme se distingue du reste du palais par une plus grande sécheresse et des dimensions

moindres des cellules et par une complète absence des organes en forme de coupe. En débarrassant le palais sur l'emplacement de ces saillies, des parties molles qui le recouvrent, on voit qu'au-dessous de ces saillies se retrouve précisément le rang postérieur des cartilages du palais avec sa saillie légèrement arrondie. Chez les individus très vieux, par exemple chez un *Scaphirhynchus Kaufmannii* ayant 850 millimètres de la tête à la queue, les saillies qui se trouvent sur l'emplacement des dents sont moins tranchées bien qu'elles ne disparaissent complètement comme cela a lieu, par exemple, pour les verrues qui recouvrent le palais. Chez un exemplaire âgé de *Scaphirhynchus cataphractus* du Mississipi, que j'ai en ma possession, à la place des saillies, il est resté deux paliers assez larges, débarrassés des nombreuses verrues qui recouvrent le reste de la surface du palais.

Encouragé par ces preuves apportées à mes hypothèses théoriques, en examinant avec le plus grand soin les représentants du genre *Acipenser* proprement dit, je me suis efforcé de trouver une base permettant de conclure quelle est celle de nos espèces qui se rapproche le plus du type primitif, qui ressemble le plus au *Scaphirhynchus* et où l'on peut espérer trouver des dents à un âge plus avancé que cela n'a lieu pour le sterlet.

En tenant compte de la largeur de la tête, de la grosseur des plaques stelliformes des tissus de l'épiderme, des piquants qui hérissent les plaques dorsales et latérales, ainsi que celles de la tête, je suis arrivé à conclure, d'une part, que l'esturgeon stellifère, *Acipenser stellatus*, se rapproche beaucoup de ce type primitif abstrait du genre *Acipenser;* d'autre part, le fort développement des plaques de l'esturgeon, sa diffusion dans les cours d'eau de l'Asie septentrionale (l'*Acipenser Baerii*, l'esturgon des cours d'eau de la Sibérie se rapproche beaucoup de l'*Acipenser Güldenstädtii*) portent à croire que cette espèce est relativement ancienne parmi les poissons russes du genre esturgeon.

Dans l'espoir de voir mes hypothèses confirmées par les faits, j'ai fait tous mes efforts pour être à même d'étudier les jeunes esturgeons stellaires et autres. Je n'ai pas réussi à me procurer de petits esturgeons ordinaires; mais en ce qui concerne les esturgeons stellaires, grâce aux soins d'un de mes amis. M. A. S. Mestchersky, auquel je considère comme un devoir agréable d'offrir mes remerciements, j'ai pu obtenir un exemplaire d'esturgeon stellaire très jeune, d'une longueur de 150 millimètres environ. La tête de ce poisson était entièrement développée et bien caractéristique; cette tête est large et longue, le corps est recouvert de plaques claires en forme d'étoile, les plaques et les écailles de la tête sont dentelées. Malgré la mauvaise conservation de ce poisson, amené de Saratov dans de l'eau-de-vie faible, j'ai pu distinguer sur son palais les grandes saillies dentaires recourbées en arc (voir fig. 13) et, à ma grande satisfaction, j'ai retiré de ces saillies quelques dents très petites, mais très bien formées (voir fig. 14). Je n'ai pu compter le nombre de ces dents, car, grâce à la mauvaise conservation, les tissus des saillies dentaires étaient tombés çà et là, ainsi que les dents. Comme je l'ai dit, elles étaient très bien formées. Malgré leurs petites dimensions (les dents de ce jeune esturgeon stellaire atteignaient à peine 0,0113 de mill., tandis que celles du *Scaphirhynchus Kaufmannii* vont jusqu'à 0,0272 de mill., celles du *Scaphirhynchus Fedtschenkoï* jusqu'à 0,0395 de mill., celles du sterlet jusqu'à 0,0940 de mill., celles de l'*Acipenser Baerii* jusqu'à 0,215 de mill. et enfin celle du *Polyodon* jusqu'à 0,84 de millimètre) qui dépassent à peine en longueur celles des dents d'un sterlet de trois semaines et sont considérablement moindres que chez le *Scaphirhynchus* et le *Polyodon*, les dents de l'esturgeon stellaire ont une plaque de base très bien développée et des dents bien formées.

La paroi de cette dent est relativement très épaisse. Dans l'épaisseur de la dentine passent les canaux dentaires ramifiés et sa superficie est recouverte d'une couche d'émail

bien distincte. En ce qui concerne le palier, il se compose de la substance dentineuse mentionnée plus haut, qui a été si bien décrite par Kölliker et Köstler. Il est probable qu'à un âge un peu plus avancé les esturgeons stellaires perdent leurs dents ; chez des poissons, dépassant trois ou quatre fois environ l'esturgeon stellaire en question, il n'y avait plus aucune trace de dents.

Enfin, au commencement de cette année, j'ai réussi à étudier les dents d'un esturgeon, bien qu'appartenant à une autre espèce que celle des cours d'eau de la Russie d'Europe, c'est-à-dire autre que l'*Acipenser Güldenstädtii*. J'ai déjà dit plus haut que cet esturgeon, qui appartient à l'espèce *Acipenser Baerii* Br., et qui habite les cours d'eau de la Sibérie, m'a été envoyé d'Omsk, sur l'Irtysch, par un étudiant de mon cours, M. Ignatiev.

Les exemplaires qu'il m'a envoyés avaient déjà atteint l'âge adulte, bien que leur croissance continue encore, car le plus grand d'entre eux mesurait 611 millimètres, tandis que les esturgeons de l'Irtysch atteignent près de 2 mètres et parfois davantage.

Sur le palais de ces esturgneos, lisse et privé d'excroissances en forme de verrues, on apercevait très bien les deux paliers (fig. 15) avec les dents palatines. Je n'ai pas réussi à trouver de traces de dents sur leurs mâchoires, mais par contre, j'ai trouvé sur le vomer de ces poissons une petite dent peu développée (fig. 16).

Quant aux dents palatines, il en manquait déjà beaucoup et on ne remarquait plus de régularité dans leur distribution, ce qui a certainement pour cause l'âge avancé de ces poissons.

Quelques-unes des dents étaient à moitié enfoncées dans l'épithélie, dans laquelle elles se maintenaient par leur base élargie et d'où n'émergeait que leur sommet (fig. 17) ; d'autres disparaissaient complètement dans l'épithélie, sans que leur extrémité fût visible à l'extérieur (fig. 18).

La structure de ces dents rappelle tout à fait celle des

dents des autres poissons du genre esturgeon. Dans la paroi de la dent on distingue l'émail et la dentine, bien que celle-ci soit à l'état tout à fait embryonnaire, sans vestiges de canaux. A l'extérieur la dent est entourée des cellules de l'épithélie, qui se disposent sur sa paroi en une rangée sous forme de gaine et qui communiquent avec les cellules qui tapissent la surface interne de la cavité dentaire. La pulpe même se compose d'une masse friable de cellules fusiformes qui se prolongent directement en bas dans le tissu conjonctif; à cet endroit celui-ci se rapproche par sa structure de la pulpe de la dent et se distingue du tissu conjonctif de la peau qui l'entoure.

L'existence des dents chez les *Scaphirhynchus*, les sterlets et les esturgeons stellaires à différents âges me semble être un fait de quelque importance pour marquer la place que ces poissons occupent dans le système, surtout si on le met en ligne avec d'autres faits constatés par l'étude de l'organisation de ces animaux, tels que la structure de la nageoire dorsale des sterlets très jeunes, celle de l'épiphyse des poissons du genre esturgeon, la structure histologique de la vessie natatoire qui se rapproche de beaucoup de la structure histologique de l'intestin, la largeur considérable du canal qui fait communiquer la vessie avec le conduit de la nutrition et qui atteint chez les jeunes sterlets une telle largueur que la nourriture passe librement par ce canal pour pénétrer dans la vessie, enfin l'existence chez les individus jeunes, dans le *conus arteriosus*, outre les soupapes qui demeurent toute la vie, d'embryons de parois rappelant des soupapes non formées, etc.

Partant de ce fait que, de tous les Ganoïdes, les *Chondrostei* sont les seuls sur lesquels on constate, soit le développement insuffisant, soit l'absence de dents dans l'âge adulte, tandis que l'on trouve celles-ci dans presque toutes les autres formes tant vivantes que fossiles de ce sous-ordre, nous sommes en droit de conclure que la présence de dents embryonnaires ou formées à un âge plus ou moins

avancé chez les poissons du genre esturgeon est une conséquence de l'atavisme, un phénomène héréditaire. S'il en est ainsi, nous pouvons pleinement en déduire que les ancêtres de nos esturgeons étaient armés de dents. En nous basant sur la présence ou l'absence de dents à tel ou tel âge, nous pouvons supposer que des formes d'esturgeons actuellement vivantes, les plus rapprochées des ancêtres, en d'autres termes celles qui se sont le moins écartées pour ces indices du type des ancêtres, sont les formes qui conservent le plus longtemps leurs dents ou qui en ont de plus parfaites. Cela signifie, dans le cas qui nous occupe, que les genres *Psephurus* et *Polyodon* doivent se rapprocher davantage des ancêtres que les espèces des genres *Scaphirhynchus* et *Acipenser*. Nous ne devons pas nous émouvoir du fait que, chez le *Scaphirhynchus* et l'*Acipenser*, les dents sont plus développées sur le palais que sur la mâchoire, car nous observons chez quelques formes fossiles disparues des cas semblables d'un grand développement des dents sur le palais et sur la partie postérieure des mandibules, tandis qu'elles font complètement défaut sur les maxilles. Je citerai pour exemple, les Ganoïdes fossiles des couches mésozoaires supérieures et des couches tertiaires, tels que le *Pycnodus* ou le *Gyrodus*, chez lesquels on remarque un développement analogue des dents. D'un autre côté, leur présence chez le sterlet très jeune, sur les mâchoires, le palais, le vomer et les branchies, indiquent une parenté avec les formes qui possédaient toutes ces sortes de dents. De plus, en tenant compte de la présence, chez les petits sterlets et esturgeons stellaires et chez l'*Acipenser Baerii* presque adulte, des dents palatines après disparition de celles de la mâchoire, nous pouvons conclure que l'*Acipenser* est plus rapproché du genre *Scaphirhynchus* que du genre *Polyodon*.

Enfin, si nous considérons que, chez le *Polyodon folium*, ainsi que chez le *Psephurus gladius* parent de cette forme et qui a été si peu étudié, les dents se conservent pendant toute la vie, que chez l'esturgeon de Sibérie, *Acipenser*

Baerii, elles demeurent jusqu'à l'âge adulte, quoique encore peu avancé, que chez le *Scaphirhynchus* des deux espèces asiatiques il en est de même, tandis que chez l'*Acipenser ruthenus* et chez l'*Acipenser stellatus*, elles disparaissent dès que l'âge adulte commence, si nous tenons compte également de la distribution géographique de ces formes, nous pouvons conclure que, sur l'ancien continent, les dents des poissons du genre esturgeon se conservent d'autant plus longtemps qu'ils sont plus rapprochés de son littoral oriental (1).

Ce fait, en corrélation avec cette circonstance que lorsque les dents disparaissent on voit également disparaître les indices qui montrent que l'organisation est relativement plus primitive, servira peut-être à indiquer que les poissons de l'ordre des *Ganoidei Chondrostei* sont d'autant plus près du type le plus simple, du type ancestral, qu'ils conservent le plus longtemps leurs dents.

Pour vérifier et développer cette conclusion il faudrait faire des recherches sur des formes encore plus orientales, malheureusement difficiles à obtenir maintenant. Il serait surtout désirable qu'on étudiât à ce point de vue les formes originales qui habitent le Yang-tsé-Kiang et l'Amour, formes probablement très diverses, mais que confondent entre elles les ichthyologues, même les plus sérieux (2).

(1) On peut juger par l'exemple suivant de combien en réalité la distribution géographique influe sur l'existence des dents. L'*Acipenser Baerii* est considéré par quelques savants non pas comme une espèce spéciale, mais comme une variété d'*Acipenser Güldenstädtii ;* et cependant je n'ai pas eu beaucoup de peine à trouver des dents chez un *Acipenser Baerii* d'une longueur de 611 millimètres, tandis que malgré tous mes efforts il m'a été impossible d'en trouver ni chez un *Acipenser Güldenstädtii*, ni chez un *Acipenser stellatus* Gm. d'une taille beaucoup moindre.

(2) Cette note était déjà remise à M. le directeur de la partie zoologique des *Annales*, lorsque j'ai eu la chance de recevoir de la part de M. le professeur Léon Vaillant un morceau de mâchoire du *Psephurus gladius* muni des dents. J'espère pouvoir bientôt achever mes études de cette précieuse particule et publier ces études dans ce même recueil. N. Z.

EXPLICATION DES PLANCHES 4 ET 5

Fig. 1. — Dent branchiale de sterlet adulte, suivant Hertwig (fort grossissement).

Fig. 2. — Tête de sterlet de deux semaines, de profil (suivant Pavlov). Gr. environ 20 fois; *a*, dents des mandibules; *b*, dents des maxilles; *c*, dents palatines; *d*, dents du vomer; *e*, dents branchiales.

Fig. 3. — Fragment de polissage à travers les mandibules du *Poliodon folium*, avec dents. Gr. 50 fois.

Fig. 4. — Polissage longitudinal d'une dent de *Polyodon folium: ém*, émail; *vs. ex*, couche extérieure de vasodentine; *vs. in*, couche intérieure; *pl*, pulpe; *os*, substance osseuse. G. 200 fois.

Fig. 5. — Portion de polissage d'une dent de *Lepidesteus osseus: ém*, émail. Gr. 200 fois.

Fig. 6. — Coupe transversale de dent décalcinée de *Polyodon folium : em*, émail; *vs. ex*, couche extérieure de vasodentine; *vs. in*, couche intérieure; *a*, couche adhérente à la paroi de la dent; *cjt*, tissu conjonctif; *vs. sg*, vaisseaux; *nr*, nerf. Gr. 200 fois.

Fig. 7. — Quelques dents palatines d'un *Acipenser ruthenus* de 115 millimètres de long, débarrassées de l'épithélie. Gr. 250 fois.

Fig. 8. — Palais d'un sterlet de 115 millimètres de long. Gr. 5 fois.

Fig. 9. — Palais d'un jeune *Scaphirhynchus Kaufmanii* de 380 millimètres de long. Gr. 7 fois.

Fig. 10. — Dents palatines d'un *Scaphirhynchus Kaufmannii* de 240 millimètres de long. Gr. 70 fois.

Fig. 11. — Coupe longitudinale d'une dent décalcinée de *Scaphirhynchus Kaufmannii* de 240 millimètres de long : *ep*, épithélie; *ep. in*, cellules intérieures de l'épithélie, disposées régulièrement; *ds*, dent; *pl*, pulpe; *cjt*, tissu conjonctif de la peau. Gr. 200 fois.

Fig. 12. — Coupe longitudinale d'une dent de *Scaphirhynchus Fedtschenkoi : ep*, épithélie; *vd*, vasodentine; *em*, émail; *pl*, pulpe; *cj*, tissu conjonctif; *tb. ep*, gaine. Gr. 250 fois.

Fig. 13. — Palais d'un jeune esturgeon stellaire, *Acipenser stellatus*, Gr. 3 fois.

Fig. 14. Dent palatine d'un jeune *Acipenser stellatus*. Gr. 380 fois.

Fig. 15. — Palais d'un *Acipenser Baerii* de 611 millimètres de long. Grandeur naturelle.

Fig. 16. — Dent du vomer de l'*Acipenser Baerii*. Gr. 180 fois.

Fig. 17. — Dent palatine d'*Acipenser Baerii*. Gr. 180 fois.

Fig. 18. — Coupe d'une dent d'*Acipenser Baerii : ep*, épithélie; *ep. tb*, gaine; *ds*, dent; *em* émail; *vd*, vasodentine; *a*, parties molles adhérentes à la paroi; *pl*, pulpe; *cjt*, tissu conjonctif de la peau; *cjt. pl*, tissu conjonctif situé sous la poulpe. Gr. 320 fois.

NOTE

SUR UNE ESPÈCE ASIATIQUE DU GENRE *Zapus* (Coues).

Par E. DE POUSARGUES.

Zapus setchuanus (n. sp).

Z. hudsonio similis; sed gulâ lineâque ventrali mediâ a pectore ad anum decurrente fulvis; pedibus longioribus caudâque breviore, ad apicem candidâ. Habitat. Setchuan.

La présence d'une prémolaire à la mâchoire supérieure, la forme du trou sous-orbitaire largement percé et garni d'une encoche à son angle inféro-interne, enfin le mode de conformation du pied composé de cinq doigts, tous fonctionnels auxquels correspondent autant de métatarsiens non soudés, sont autant de caractères qui ne laissent aucun doute sur l'identité générique du Rongeur qui nous occupe. Ses oreilles, à conque repliée, présentent le même singulier mode d'occlusion du méat que chez le *Z. hudsonius*, au moyen de clapets tragal et antitragal. Comme on peut en juger par le tableau suivant, ses proportions se rapprochent de celles du type américain, sauf une infériorité sensible dans la longueur de la queue, et un plus grand développement des membres postérieurs.

MESURES EN MILLIMÈTRES	*Z. setchuanus*			*Z. hudsonius* d'après COUES
	vieux.	adulte.	semi-adulte.	
Longueur de la tête et du corps.	100	80	70	85
— de la queue.....	120	103	95	135
— du pied.....	31	30	28	27

La livrée du *Z. setchuanus* offre avec celle de son congénère américain de grandes similitudes. On retrouve sur le dessus et les côtés de la tête et du tronc, les trois zones longitudinales diversement colorées, la médiane brun noirâtre, chacune des latérales jaune orange. Le dessous du corps est d'un blanc pur, mais la teinte jaune des flancs s'étend sous la gorge qu'elle traverse, et de là se propage le long de la ligne médiane ventrale jusqu'à l'anus sous forme d'une étroite bande bien distincte, qui divise la teinte blanche inférieure en deux zones longitudinales symétriques, comme c'est le cas chez un autre type mammalogique bien différent *Mustela* (*Gymnopus africanus*) (Desm.). Les quatre membres sont blancs à leur extrémité; la queue écailleuse, gerbilliforme est franchement bicolore, blanche en dessous, brune au-dessus sauf à son extrémité entièrement blanche sur une longueur de 15 millimètres. — Trois dépouilles de ce *Zapus*, nommé *Chanhao-tse* dans la province du Setchuan, ont été envoyées au Muséum par les missionnaires de Ta-tsien-lou, elles constituent une nouvelle preuve de la corrélation qui existe entre la faune du Tibet oriental et celle de l'Amérique du Nord.

ÉTUDE

SUR

LES LOCUSTIENS

Par J.-H. FABRE.

Les insectes à transformations incomplètes, Orthoptères et Névroptères, sont parmi les premiers-nés de la faune terrestre ; leurs archives sont inscrites dans les schistes de la houille et peut-être même remontent au delà. Ces antiques ébauches de l'animalité sur la terre ferme n'ont pas laissé de nombreux documents ; d'ailleurs le peu qui nous en est parvenu ne nous dit rien et ne peut rien nous dire sur la caractéristique supérieure, celle des instincts.

Comment vivaient ces aînés du monde entomologique ; par quels essais ont débuté les mœurs de l'insecte ? On soupçonne des rudesses, des étrangetés bannies de la faune actuelle, mieux pondérée ; vaguement on entrevoit des usages à peu près inusités aujourd'hui. Il est fâcheux pour notre curiosité, que les feuillets fossilifères soient muets sur ce magnifique sujet. Heureusement une ressource nous reste : c'est de consulter les successeurs des insectes houillers. Suivant toute probabilité, les sauterelles de notre époque ont gardé un écho assez fidèle des antiques mœurs. Elles peuvent nous renseigner un peu sur la biologie primitive, qui régissait la bête dans les fourrés des fougères en arbre.

Déjà la Blatte nous montre sa singulière coque, simulacre d'œuf monstrueux où les œufs réels sont enclos. La

Mante religieuse construit son nid exceptionnel, la *tigno* des Provençaux, l'oothèque des naturalistes, nid formé de matière glutineuse qui, sous les coups précipités de deux cuillers terminant l'oviducte, se gonfle en écume ainsi qu'une omelette soufflée et se durcit en un matelas d'air ; avec un bruit d'ailes frôlées, imitant le souffle de la couleuvre surprise, elle prend soudain une pose spectrale pour méduser le criquet, son habituelle proie ; dans ses tragiques amours, elle dévore son mâle comme le font l'araignée et la scolopendre, autres représentants du rude monde d'autrefois. L'Empuse, à l'état de larve, est bien la créature la plus bizarre qu'on puisse rencontrer sur les broussailles du Midi. Réaumur nous dit de quelle façon bizarre les Libellules s'accouplent ; il nous raconte la curieuse industrie du Fourmilion, chasseur blotti au fond d'un entonnoir mouvant pour piège.

Ces quelques traits des mœurs de l'Orthoptère et du Névroptère, si disparates avec le genre de vie de l'insecte à métamorphoses complètes, plus récent d'origine et plus affiné d'attributs, suffisent pour donner l'éveil et nous avertir que l'étude de ces deux vieilles races pourrait bien nous révéler certaines particularités démodées aujourd'hui. Nous pouvons trouver là, en acte, quelques reliques d'un monde disparu.

Telle idée m'est venue en m'occupant des Mantiens, don on trouvera l'histoire développée dans le cinquième volume de mes *Souvenirs entomologiques*. La Mante religieuse, l'Empuse appauvrie, l'Ameles décolorée, pour ne parler que des insectes de mon voisinage, répondent très bien à mon attente par leur manière de vivre, inusitée ailleurs. Avec elles, je me trouve dans un monde à part que le scarabée et l'hyménoptère, le papillon et le diptère ne feraient pas soupçonner. De l'œuf, notamment, il ne sort pas une larve, mais un organisme transitoire, de très courte durée, qui achemine hors du labyrinthe du nid la larve véritable. Ici la naissance, l'éclosion, est pour ainsi double. La Cigale, autre

dérivé de l'entomologie primitive, possède elle aussi cette double éclosion. Elle sort de la brindille de bois où la mère a logé sa ponte, non sous la forme larvaire si bien connue, mais sous l'aspect d'un minuscule poisson, avec aviron ventral qui seconde la forme naviculaire dans le difficultueux glissement de sortie.

Ces étrangetés m'ont inspiré le désir de poursuivre mes observations plus loin et d'interroger une autre série des vieux âges. J'ai fait choix du locustien, l'orthoptère qui porte sabre et sait striduler. Que nous réserve d'inconnu non l'oviscapte lui-même, vrai plantoir avec lequel la pondeuse met ses germes en terre, mais la complexe machine du mâle; que peut nous apprendre encore l'organe du chant, appareil trivial sur lequel tout semble déjà dit?

Mes prévisions n'ont pas été déçues: de part et d'autre j'ai appris beaucoup. Suis-je vraiment le premier à parler des faits que je vais exposer? Je l'ignore et ne peux le savoir, isolé et dépourvu de livres comme je le suis dans mon humble village. Si d'autres m'ont, en effet, précédé, qu'ils excusent ma tardive entreprise: revoir, et avec d'autres yeux, ce qui a été déjà vu, confirme, complète parfois, l'observation première. Si les prémisses, au contraire, me reviennent, je serais heureux d'ajouter à la biologie de l'insecte un nouveau chapitre, non dépourvu d'intérêt.

En fin juillet, je monte donc une ménagerie dont le principal sujet est le Dectique à front blanc (*Decticus albifrons* Fab.), le plus gros des locustiens de ma région. Superbe bête d'ailleurs avec sa large face éburnéenne et son costume gris moucheté. J'adopte pour volière une ample cloche en toile métallique reposant sur un lit de terre tamisée. La population est d'une dizaine où les deux sexes sont également représentés.

La question des vivres quelque temps m'embarrasse. Le régime réglementaire semble devoir être végétal, comme nous l'enseigne le criquet, ce calamiteux consommateur de toute chose verte. J'offre aux captifs ce que mon enclos a

de plus tendre, de plus savoureux en jardinage, feuilles de laitue, de chicorée, de doucette. D'une dent dédaigneuse, les Dectiques y touchent à peine. Ce n'est pas leur mets.

Peut-être à leurs robustes mandibules conviendrait mieux quelque chose de plus coriace. Je fais essai de divers gramens, parmi lesquels le panic glauque (*Setaria glauca*), *miauco* du paysan provençal, mauvaise herbe qui infeste les champs après la moisson. Le panic est seul accepté, et encore ce n'est pas sur le feuillage que les affamés se jettent. Ils s'attaquent uniquement aux épis, dont ils grugent, avec une visible satisfaction, les semences encore tendres. L'alimentation est trouvée, provisoire du moins. On verra plus tard.

Le matin quand les premiers rayons de soleil visitent la volière établie sur la fenêtre de mon cabinet, je sers la ration de la journée, une gerbe d'épis verts du trivial gramen cueillie devant ma porte. Les Dectiques accourent à la javelle, s'y groupent ; et là, très paisibles, sans la moindre noise entre eux, ils fouillent des mandibules, entre les soies des épis, pour extraire et grignoter les semences non mûres. On dirait un troupeau de pintades picorant le grain distribué par la fermière. Les épis dépouillés de leurs tendres granules, le reste est dédaigné, si pressante que soit la faim.

Pour rompre un peu la monotonie des victuailles autant qu'il m'est possible en ce temps de canicule qui a tout brûlé, je fais récolte d'une plante à feuillage épais, charnu, peu sensible aux ardeurs estivales. C'est le vulgaire pourpier (*Portulaca oleracea*), autre envahisseur des cultures dans les jardins. Le nouvel herbage est bien accueilli ; mais cette fois encore ce n'est pas sur les feuilles et les tiges juteuses que les Dectiques portent la dent, c'est uniquement sur les capsules gonflées de graines à demi formées.

Ce goût pour les tendres semences me surprend. Δηκτικός, qui mord, qui aime à mordre, nous dit le grec. Un nom ne disant rien, simple numéro d'ordre, peut suffire au nomen-

clateur; à mon humble avis s'il a signification caractéristique tout en sonnant bien, il est encore meilleur. C'est ici le cas. Le Dectique, en effet, est par excellence un insecte enclin à mordre. Gare au doigt saisi par le vigoureux locustien : il est pincé jusqu'au sang.

Et cette forte mâchoire, dont je dois me méfier quand je manie la bête, n'aurait d'autre rôle que de mâcher des granules sans consistance ; pareil moulin n'aurait à broyer que de petites semences non mûres ! Quelque chose m'échappe. Si bien armé en mandibules, si bien doué en muscles masticateurs gonflant les joues, le Dectique doit dépecer quelque proie coriace.

Cette fois j'ai trouvé le vrai régime, sinon exclusif, du moins fondamental. Des acridiens de belle taille sont lâchés dans la volière. Au hasard de mes coups de filet sont introduites, tantôt l'une, tantôt l'autre, les espèces suivantes : *Œdipoda cærulescens* Lin. — *Œdipoda miniata* Pallas — *Sphingonotus cærulans* Lin. — *Caloptenus italicus* Lin. — *Pachytylus nigrofasciatus* de Géer — *Truxalis nasuta* Lin. Sont acceptés aussi, mais moins bien, quelques locustiens : *Conocephalus mandibularis* Charp. — *Platycleis intermedia*, Serv. — *Ephippiger vitium* Serv.

Il est à croire que si les chances de capture m'avaient servi, toute la série acridienne et toute la série locustienne y auraient passé, à la seule condition que la taille fût un peu avantageuse. Toute chair fraîche à saveur de sauterelle et de criquet est bonne pour mes ogres. La victime la plus fréquente est le Criquet à ailes bleues. Il s'en fait, dans la volière, consommation lamentable. Voici comment les choses se passent :

Aussitôt le gibier introduit, tumulte dans la chambrée, surtout si les Dectiques jeûnent depuis quelque temps. Trépignements de ceux-ci qui, embarrassés de leurs longues échasses, gauchement se précipitent ; bonds désespérés des Criquets, qui s'élancent au dôme de la cloche et s'y maintiennent accrochés, à l'abri du locustien, trop corpulent

pour grimper là-haut. Quelques-uns sont saisis sur-le-champ dès leur entrée ; les autres, réfugiés sur les hauteurs de la coupole, ne font que retarder un peu le sort qui les attend. Leur tour viendra, et bientôt. Soit lassitude, soit tentation par la verdure qui est en bas, ils descendront, et le Dectique sera aussitôt à leurs trousses.

Harponné d'une façon quelconque par les pattes d'avant du vénateur, le gibier est blessé tout d'abord à la nuque. C'est toujours là, en arrière de la tête, que craque en premier lieu la carapace du Criquet sous l'étau mandibulaire du Dectique ; c'est toujours là qu'avec insistance fouille et mâche le prédateur avant de lâcher prise et de consommer après à sa guise.

Coup de dent très judicieux. Le Criquet a la vie dure. Décapité, il bondit encore. J'en ai vus qui, rongés à demi, désespérément ruaient et parvenaient, d'un suprême effort, à se dégager, se jeter à distance. Au milieu des broussailles, ce serait pièce perdue. Le Dectique paraît au courant de l'affaire. Pour immobiliser au plus vite sa proie, si prompte à la fuite à la faveur de ses deux puissants leviers, il mâche, il extirpe d'abord les ganglions cervicaux, foyer principal de l'innervation.

Est-ce là rencontre fortuite où n'intervient pas le choix de l'égorgeur? Non, car je vois le meurtre s'accomplir invariablement de la même façon quand la pièce possède sa pleine vigueur. Non, car si l'acridien est présenté à l'état de cadavre frais, ou bien s'il est affaibli, mourant, incapable de défense, l'attaque se fait par un point quelconque, le premier qui se présente sous les crocs de l'assaillant. C'est alors tantôt par un cuissot, morceau de choix, tantôt par le ventre, le dos, la poitrine, que le Dectique débute. La morsure préalable à la nuque est réservée pour les cas difficiles. Il y a donc, chez le locustien giboyeur, si obtus d'intellect, un art du meurtre, comme j'en ai vu ailleurs tant d'autres exemples, mais ici art grossier, du domaine du boucher plutôt que de l'anatomiste.

Deux, trois Criquets à ailes bleues ne sont pas de trop pour la ration quotidienne d'un Dectique. Tout y passe, moins les ailes et les élytres, dédaignées comme trop arides. En outre, la picorée des graines tendres du panic alterne avec la ripaille de gibier. Ce sont de gros mangeurs que mes pensionnaires ; ils m'étonnent par leur goinfrerie et encore plus par leur facile passage du régime animal au régime végétal.

D'estomac complaisant, non spécialisé, ils pourraient rendre à l'agriculture quelques menus services s'ils étaient plus nombreux. Ils détruisent les acridiens, dont divers, même dans nos champs, sont mal famés ; ils grugent, dans l'épi non mûr, les semences de quelques plantes odieuses au cultivateur. Ils sont dignes d'être inscrits au livre d'or des insectes utiles, qualité rare parmi les orthoptères.

Si méritoire que soit son modeste concours à la sauvegarde des biens de la terre, le Dectique n'aurait pas eu les honneurs de la volière si je n'avais soupçonné autre chose chez ce représentant des antiques races. C'est dans le rapprochement des sexes, me disais-je, que doit se retrouver, s'il y a lieu, quelque souvenir des mœurs d'autrefois. Il est possible que le rut effréné de l'animalité primitive ait ici quelques restes de ses étranges méthodes. Ce n'était pas, de ma part, imagination vaine ; nous allons le voir.

C'est en août, dans l'après-midi, par un temps calme et chaud, lorsque le soleil a quitté la volière, que je suis témoin, à trois reprises, de l'accouplement du Dectique. Le mâle est dans une position fort insolite. Couché à terre sur le flanc ou sur le dos, il relève le bout du ventre agité de spasmes. La femelle, guindée aussi haut que le permettent ses échasses, étreint le mâle, pattes de-ci, pattes de-là, oviscapte redressé. Les extrémités des deux abdomens convulsivement s'accointent par saccades et par simple juxtaposition, autant que je peux en juger.

Un quart d'heure environ se passe dans ces préliminaires ; puis on voit sourdre du ventre du mâle quelque chose

d'énorme, de monstrueux, hors de proportion avec l'animal. Par sa couleur d'un blanc d'opale, cela ressemble à deux baies de gui accolées. La femelle immédiatement se retire, portant appendue, sous la base de l'oviscapte, l'étrange machine. L'autre, exténué par une dépense de matière dont le volume équivaut presque à la capacité de son ventre, gît à terre, immobile, comme foudroyé. Un moment, je le crois mort, tué par la commotion du rut. Il n'en est rien. Le gaillard revient à lui, se redresse et décampe pour reprendre bientôt le cliquetis de sa cymbale. Laissons-le célébrer ses exploits et revenons à la femelle, qui lentement pérégrine, le ventre relevé afin de ne pas laisser traîner à terre et souiller la double perle opaline, faix précieux.

Ce faix est un *spermatophore*, une burette qui doit maintenant, par son propre jeu, verser la liqueur fécondante dans le réservoir séminal de la femelle, une machine éjaculatrice qui parachèvera ce que le rapprochement des sexes n'a fait que préparer. Semblable récipient est chose rare, infiniment rare, dans le monde actuel. A ma connaissance, les Céphalopodes et les Scolopendres sont les seuls doués aujourd'hui de ce mode bizarre de fécondation. Or, poulpes et millepattes datent les uns et les autres des premiers âges. Le Dectique, autre représentant du vieux monde, semble nous dire que l'étrange exception d'aujourd'hui pourrait bien avoir été règle assez genérale au début, d'autant plus que nous allons retrouver des faits pareils chez les autres locustiens.

A trois reprises, disais-je, dans la volière attentivement surveillée, la rencontre des sexes s'est faite sous mes yeux. Une quatrième fois, je suis arrivé trop tard, mais néanmoins assez à temps pour trouver le spermatophore appendu à l'orifice génital de la femelle. Ces quatre observations m'apprennent que la forme de l'ampoule fécondante est sujette à varier.

Une fois, une seule, le spermatophore a l'aspect d'une grappe de nodosités opalines symétriquement réparties ; on

dirait un paquet d'œufs d'escargot de belle taille, de l'*Helix aspersa* par exemple. Dans les trois autres cas, sa forme est mieux d'accord avec la disposition de l'organe où il s'élabore. Quatre vésicules, étroitement conjointes, le composent : deux en haut, immédiatement sous l'oviscapte, d'un blanc mat et de la grosseur d'un grain de poivre ; deux en bas, d'un blanc d'opale et de la grosseur d'un pois. Ces quatre nodosités doivent certainement communiquer entre elles et former poche commune. Un court pédicule de matière hyaline, semblable à une gelée vitreuse, forme la base de l'appareil et s'engage dans le vestibule génital de la femelle. Ce n'est qu'après l'ablation du spermatophore qu'on peut juger de ce détail.

Encore un mot sur l'accouplement. La femelle est en dessus, étreignant l'autre renversé sur le dos. Les pattes postérieures, à dimensions démesurées, lui tiennent le ventre hautement relevé, afin que le mâle ait en dessous le large nécessaire à ses manœuvres, consistant à produire et à fixer en lieu voulu le large pédicule vitreux du spermatophore qui va surgir bientôt. Ces échasses, où la jambe et la cuisse ont chacune la longueur du corps entier environ, semblent ici et chez les autres locustiens, remplir un rôle important, celui de maintenir le ventre de la femelle à la hauteur réclamée par les fonctions du mâle étendu sur le dos et bourrant l'entrée génitale de sa gelée hyaline. Ce sont évidemment des organes pour bondir, mais ce sont aussi des échafaudages qui favorisent la mise en place du spermatophore. Comme appareils de bond, elles ne répondent guère à l'exagération de leur longueur. Le Dectique est médiocre sauteur, non comparable au Criquet ; il sautille, court gauchement parmi les broussailles, mais ne bondit guère à distance, trop lourd pour un long élan. Je vois mieux l'utilité des échasses chez la femelle accouplée.

Le spermatophore est appendu. Remis de son émotion, le mâle se retire à l'écart. Il ne tarde pas à faire entendre quelques brefs couplets, sans grand enthousiasme, il est

vrai, mais enfin suffisants pour démontrer que le chant n'est pas toujours chez lui un appel aux femelles, mais bien une façon de témoigner sa joie de vivre. Que ferait-il d'une seconde épousée, lui qui vient de se tarir les flancs pour son cadeau de noces! Si volumineuse machine ne se refait pas deux fois.

Le rôle du mâle est fini, en effet. Le lendemain, je le vois grignoter le panic, ronger le Criquet. Au fort du soleil, il chante aussi vaillamment que jamais, sans dessein aucun de séduire une seconde fois quelque voisine. Et cela dure ainsi quatre à cinq semaines. Le dernier survivant de la volière est un mâle qui, de jour en jour plus muet, succombe enfin aux premières fraîcheurs d'octobre.

Aussitôt après la séparation, la femelle gravement déambule. De temps à autre, elle se hausse sur ses pattes d'arrière et se boucle en anneau pour saisir des mandibules le faix séminal, le mordiller délicatement, le pressurer, mais sans déchirer l'enveloppe, sans amener le moindre épanchement du contenu. Chaque fois, elle détache de la surface une parcelle qu'elle mâche et remâche avec lenteur et qu'elle finit par avaler.

Pendant une vingtaine de minutes, les mêmes faits se répètent. Puis le spermatophore est arraché d'une seule pièce, moins la base, tampon de gelée. L'énorme morceau, tenace et visqueux, non dessaisi un instant, est mâchonné, malaxé par les mandibules pendant près de trois heures et finalement dégluti sans le moindre résidu.

Je n'ai vu d'abord dans l'horrible festin qu'une aberration accidentelle, tant la conduite du Dectique était extraordinaire, sans exemple connu ailleurs. Il a fallu me rendre à l'évidence. Quatre fois j'ai surpris la mère traînant son spermatophore, quatre fois je l'ai vue l'arracher bientôt et gravement l'ingurgiter après une longue manipulation sous les mandibules. C'est donc la règle: une fois son contenu fertilisant parvenu à destination, ce qui exige un gros quart d'heure, la poche spermatique, peut-être friandise de haut

stimulant, est mâchée, savourée, avalée. Si c'est là, comme il est permis de le croire, un reste des antiques mœurs, avouons que l'insecte des forêts houillères avait de singuliers usages.

Ce repas nuptial fini, il reste encore en place la base, le pédicule de l'appareil, base dont la partie la plus visible consiste en deux mamelons cristallins de la grosseur d'un grain de poivre. Pour se débarrasser de cette espèce de tampon, le Dectique prend une curieuse attitude. L'oviscapte est à demi implanté en terre, verticalement ; ce sera le principal bâton d'appui. Les échasses, rapprochant les tibias des cuisses, élèvent la bête autant que possible et forment trépied avec le sabre. Les quatre pattes antérieures s'établissent solidement sur le sol. Alors l'insecte se recourbe en dessous en anneau complet et vient, du bout des mandibules, travailler l'entrée génitale.

Il débourre petit à petit le vestibule obstrué. Sont extirpés d'abord les deux nodules hyalins ; puis viennent d'autres débris formés d'une substance semblable à une gelée transparente et demi-solide. Toutes ces ruines sont gravement avalées jusqu'aux moindres miettes. Rien ne doit se perdre. Enfin l'oviscapte est lavé, nettoyé, lissé du bout des palpes, Tout est remis en ordre, rien ne reste de l'encombrant fardeau. La pose normale est reprise et le Dectique se met à picorer les épis de *Setaria*.

Mon désir était vif de m'emparer du spermatophore mis à l'instant en place et de le soumettre à l'examen du microscope pour m'informer de son contenu. Le petit nombre de mes sujets m'a fait résister à la tentation, désireux avant tout de savoir si l'extraordinaire festin était normal ou bien accidentel. Il sera toujours temps, me disais-je, d'examiner ce contenu dans le réceptacle de la femelle. Allons au plus pressé. Tout ce que je me suis permis, c'est d'enlever une fois la poche spermatique d'entre les mandibules de l'insecte qui la mâchonnait pour la déglutition.

C'est une enveloppe de matière glutineuse, d'un blanc

d'opale, peu consistante, sans élasticité, engluant le bout des pinces et d'un maniement peu commode comme le serait un flocon de mucosité. Je ne parviens pas à voir distinctement la quadruple cavité que semble annoncer la configuration de l'appareil. Les spermatozoïdes ont totalement émigré. Impossible d'en voir un seul. Le contenu consiste en corpuscules informes, ruines, poussière de l'étonnant édifice qui gonflait d'abord la besace.

Adressons-nous alors aux femelles. L'une d'elles est sacrifiée une demi-heure après la conjonction. Son réservoir séminal, d'un blanc mat, a la forme et la grosseur d'un fort pépin de raisin. Le contenu en est bien ce que l'architecture spermatique m'a jusqu'ici montré de plus singulier ; à peine rivaliserait avec lui le tourbillon de menus cylindres en filaments enroulés que lance le spermatophore de la Scolopendre.

Le champ du microscope est semé d'innombrables frondes de fougère, de plumules étroites, très longues, gracieusement flexueuses, portant pour barbes deux rangées de spinules fusiformes. Autour de ces frondes se groupent, s'épanouissent, comme autour de l'axe d'une inflorescence à prodigieuse fécondité, des myriades de cellules dans chacune desquelles rapidement tourne un spermatozoïde courbé en anneau. D'ici, de là, des cellules crèvent ; des spermatozoïdes se dégagent, se meuvent en serpentant, tournoient en hélice. Le spectacle est vertigineux. Le regard recule stupéfait devant cette prodigalité d'élégance et cet abîme de vie dans l'infiniment petit. Quel outillage pour qu'il y ait des sauterelles l'été prochain !

Ces plumules fatigueraient le nombre sans résultat. Les unes entières, les autres fragmentées, elles sont confusément enchevêtrées sur le porte-objet ; mais il est à croire qu'un ordre délicat préside à leur arrangement dans le spermatophore, et tout d'abord dans la bourse où ce dernier se façonne. Ouvrons un mâle pour voir au moins son officine.

C'est une ample bourse didyme surmontée d'un double

faisceau de glandes tubulaires, blanches, tortueuses, au nombre d'une trentaine pour chaque faisceau. La double poche est hérissée sur toute sa surface d'innombrables et menus cæcums d'un blanc plus mat, formant comme une sorte de grossier velours. Le pédicule de la bourse est ample et très court. Là viennent déboucher les cordons déférents des testicules. Ceux-ci, volumineux ovoïdes déprimés, sont d'un jaune citron et enveloppés d'une gaine de larges et brillantes trachées. Ils contiennent déjà, mais moins accentuées, moins mûres que dans le réservoir séminal de la femelle, les frondes de fougère, support de la floraison spermatique,

L'outillage masculin s'expliqne maintenant de lui-même. Les plumules à spermatozoïdes descendent de leur organe générateur, pénètrent dans la bourse didyme, s'y groupent dans un certain ordre que ma pénurie de sujets ne m'a pas permis de reconnaître, s'y enveloppent d'un sac glutineux à quadruple compartiment, dont la matière est fournie à la fois par les longues glandes tubuleuses et par les courts cæcums figurant le duvet d'un velours ; et voilà le spermatophore constitué, rappelant par sa division symétrique la poche didyme où il a pris naissance.

Ce que vient de nous apprendre le Dectique à front blanc doit se généraliser : les locustiens, en majorité du moins si ce n'est tous, sont fécondés par l'intermédiaire d'un spermatophore. Donnons les preuves de ce fait, si remarquable.

Mes volières sont nombreuses, peuplées isolément de l'une des espèces que me vaut le hasard des trouvailles. L'Éphippigère des vignes (*Ephippiger vitium* Serv.) est, de mes pensionnaires, celui qui répond le mieux à mes soins. C'est en fin août encore et dans l'après-midi que je surprends la femelle portant son spermatophore appendu sous la base de l'oviscapte. A trois reprises, j'ai cette chance, mais sans pouvoir assister à l'accouplement qui, tout semble le dire, se fait suivant le mode usité du Dectique.

Le sac spermatique est proportionnellement énorme et dépasse en largeur le ventre de la bête. C'est une grappe

sphéroïde, mamelonnée ainsi qu'une mûre à grains volumineux. Sa couleur opaline et sa configuration rappellent un paquet d'œufs de colimaçon, aspect que le Dectique m'a montré une fois, mais moins accentué. Un faible sillon médian divise l'ensemble en deux moitiés symétriques, comprenant chacune sept ou huit sphérules. Les deux nodosités situées à droite et à gauche de la base de l'oviscapte sont plus translucides que les autres et contiennent un noyau d'un vif rouge orangé. L'appareil est fixé au vestibule génital par un large pédicule dont je n'entrevois que la base, empâtement de matière hyaline.

Accrochée au grillage de la cloche, l'Éphippigère se recourbe de temps à autre en anneau et vient saisir du bout des mandibules une parcelle de son faix, parcelle qu'elle mâche lentement et finit par déglutir. C'est là répétition de ce que nous a montré le Dectique. A de longs intervalles, toujours sans rompre l'enveloppe et sans amener d'épanchement, se répète la manœuvre de superficielle décortication.

Souvent l'insecte quitte le treillage, descend à terre et marche sur un sol inégal, raboteux, récemment remué par la pointe de mon couteau. Le spermatophore traîne alors parmi les rugosités : il englue des grains de sable, des parcelles terreuses qui augmentent notablement le poids de la charge sans que l'insecte paraisse y donner la moindre attention. Parfois le charroi est laborieux, la masse s'étant collée à quelque lopin de terre inébranlable. Malgré l'effort déployé pour dégager l'objet, celui-ci ne se détache pas de son point de suspension sous l'oviscapte, preuve d'une adhérence de quelle solidité.

Toute la soirée, tantôt sur le grillage et tantôt sur le sol, l'Éphippigère va et vient nonchalamment, d'un air assez embarrassé. Plus souvent encore, elle stationne, immobile. Le spermatophore se fane un peu, mais sans diminuer sensiblement de volume. Les bouchées happées au début ne se répètent plus, et le peu qui a été enlevé n'intéresse que la surface. Le lendemain les choses en sont au même point.

Rien de nouveau non plus le surlendemain, sauf que le spermatophore se fane davantage tout en conservant ses deux points rouges presque aussi vifs qu'au début. Enfin, après quarante-huit heures d'adhérence, il se détache et tombe à terre sans l'intermédiaire de l'insecte. C'est une ruine aride, ratatinée, méconnaissable, abandonnée à la voirie et tôt ou tard butin des fourmis.

Le Dectique dévore la poche séminale après une vingtaine de minutes de contact. L'Éphippigère se borne à la mordiller au début comme fait l'autre. Sans plus y toucher, elle la laisse pendant deux jours entiers se dessécher sur place, et se détacher seule une fois épuisée. Ces différences écartées, le reste est à peu près pareil de part et d'autre.

La ressemblance se maintient, plus intime même qu'on ne s'y attendrait, dans l'organisation des mâles. Comme le Dectique, le locustien à cymbales est pourvu d'un sac didyme où se forme le spermatophore, sac où les testicules, d'un orangé pâle, déversent leur produit. Là débouchent aussi, à la partie supérieure, de nombreuses glandes opalines, gonflées en tubes tortueux ; à la région inférieure et sur les flancs, une multitude, une toison d'appendices menus et courts, d'un blanc crétacé. Dans la région moyenne du bissac, ces glandules en poils creux sont d'un vif orangé. Là doivent s'élaborer les deux points rouges reconnus sur le spermatophore. En somme, qui a vu l'appareil mâle du Dectique connaît celui de l'Éphippigère, quelques menus détails écartés.

Un troisième locustien m'a dédommagé en partie de mes tracas d'éducation. C'est le Phanéroptère en faulx (*Phaneroptera falcata* Scop.). A diverses reprises, mais toujours dans des conditions insuffisantes pour une observation complète, j'ai trouvé la femelle avec son spermatophore appendu. C'est une ampoule diaphane, ovalaire, de 3 à 4 millimètres, supportée par un pédicule, fil de cristal presque aussi long que l'ampoule. Je ne surprends jamais l'insecte mordillant la petite outre séminale, ou bien la

détachant. Comme pour l'Éphippigère, le spermatophore me semble ici devoir se dessécher sur place et tomber de lui-même après un contact prolongé. Si mon observation laisse beaucoup à désirer, elle affirme du moins le fait fondamental, la présence d'un spermatophore.

Les autres locustiens élevés en volière, *Platycleis intermedia* Serv. — *Platycleis grisea* Fab. — *Xiphidion fuscum* Fab. — *Conocephalus mandibularis* Charp. se sont abstenus pour des motifs qui m'échappent. Mais si l'observation directe est muette, l'anatomie est pleinement affirmative. Chez tous, l'outillage masculin est construit sur un modèle identique. Ici et là, toujours bourse didyme hérissée d'un velours de glandules et surmontée de deux bouquets de gros tubes. D'après l'officine, on peut juger du produit. Dans cette bourse doit s'élaborer un spermatophore dont la matière enveloppante est fournie par la multitude de glandes tubuleuses. Aucune autre fonction ne saurait être attribuée à cet appareil, si complexe de structure et si constant d'une espèce à l'autre dans ses traits fondamentaux. La conclusion s'impose : chez les locustiens, la fécondation n'est pas directe ; elle se fait par l'intermédiaire d'un spermatophore.

Peut-être faut-il en dire autant des grylliens. Vers 1855, si je suis bien servi par mes souvenirs, seuls documents dont je dispose, le regretté Lespès, professeur à la Faculté des sciences de Marseille, fit connaître le spermatophore du vulgaire grillon (*Grillus campestris* Lin.). Voilà le premier coup de pioche dans le filon que je me propose d'attaquer plus avant en saison propice.

Pour aujourd'hui, j'ouvre une courtilière (*Gryllotalpa vulgaris* Latr.). Outre les organes essentiels de la masculinité, à canal déférent plié en sinuosités serrées, je trouve l'appareil accessoire suivant : ample poche hérissée de glandules et munie en outre de deux gros tubes d'un blanc de craie, dont l'extrémité libre s'enroule en colimaçon. Ce sac, à toison glanduleuse, est l'équivalent de la bourse

didyme des autres ; ces deux tubes à sommet hélicoïde représentent les deux bouquets de cylindres. Serait-ce trop s'aventurer que de prévoir un spermatophore d'après cette structure ? L'avenir pourrait bien confirmer ce soupçon.

Revenons au Dectique. La ponte suit de près l'accouplement. Elle se fait par fractions, à mesure que les ovules mûrissent. Les manœuvres de la pondeuse méritent d'être vues.

Bien campée sur les six pattes, elle infléchit le ventre en demi-cercle et verticalement elle implante le sabre dans le sol qui, composé de terre tamisée, ne présente pas sérieuse résistance. L'oviscapte descend donc sans hésitation et s'enfonce jusqu'à la base, ce qui correspond à la profondeur d'une paire de centimètres. Pendant près d'un quart d'heure, immobilité. C'est le moment du dépôt des œufs.

Puis le sabre remonte, et l'abdomen assez vivement oscille de droite et de gauche, ce qui imprime à l'outil un mouvement transversal alternatif. Ainsi se racle et s'agrandit un peu le trou de sonde ; ainsi se détachent de la paroi des matériaux terreux qui comblent le fond de la cavité. Alors l'oviscapte, à demi dégagé, tasse cette poussière. Il remonte un peu, puis brusquement plonge à nombreuses reprises, d'un mouvement brusque, saccadé. Pour tasser de la terre avec un bâton, dans un trou vertical, nous ne ferions pas autrement. Alternant ainsi l'oscillation transversale du sabre et les coups de refouloir, la pondeuse comble assez prestement le puits.

Il reste à faire disparaître les traces extérieures du travail. Ici je m'attendais à voir agir les pattes, les antérieures surtout. Erreur. Les pattes gardent la position adoptée pour la ponte, et c'est la pointe du sabre qui seule gratte, balaie, égalise, fort gauchement il est vrai.

Tout est en ordre. Le ventre et l'oviscapte sont ramenés dans la position normale. La mère s'accorde alors un moment de repos et va faire une tournée dans le voisinage. Bientôt elle revient sur l'emplacement où je viens de la

voir pondre ; et très près du point primitif qu'elle reconnaît très bien, elle implante de nouveau son outil. Les mêmes faits exactement se répètent. Puis autre repos, autre reconnaissance à la ronde, autre retour aux lieux déjà ensemencés. Pour la troisième fois le plantoir descend, à très faible distance des silos antérieurs. Cinq fois, dans une séance d'une heure à peine, et toujours en des points fort rapprochés l'un de l'autre, presque identiques, je la vois ainsi reprendre sa ponte après une courte promenade dans le voisinage.

Les jours suivants, à des intervalles variables, le semis recommence un certain nombre de fois que je ne peux préciser. Pour chacune de ces pontes partielles, l'emplacement change, tantôt ici et tantôt là, au hasard des lieux reconnus propices.

Nécessitées sans doute par la maturation progressive des ovules, ces intermittences, dont ne sont pas même affranchies les diverses pontes partielles, jettent une ombre de doute sur certaine image classique, reproduite en bien des livres et représentant la grande sauterelle verte (*Locusta viridissima* Lin.) dans l'acte de la ponte et confiant ses œufs à la terre en un seul amas. Est-ce bien ainsi que les choses se passent ? Je me permettrai d'en douter. Les locustiens sont des disséminateurs et non des entasseurs par paquets comme les acridiens. Ainsi l'affirment du moins le Dectique et l'Éphippigère, les seuls qui aient pondu dans mes volières.

Je fouille les silos du Dectique. Pas de paquet, pas de loge non plus. Les œufs sont isolés. Tout au plus m'arrive-t-il, mais rarement, d'en trouver deux ou trois accolés ensemble. J'en recueille une soixantaine pour le total d'une seule mère. Ils sont d'un pâle gris lilacé. Même isolement pour ceux de l'Éphippigère, d'un gris cendré. Les uns et les autres sont des ellipsoïdes déprimés, mesurant de 5 à 6 millimètres de longueur sur 1 à 1 millimètre et demi de plus grande largeur.

Bref, mes deux locustiens, scrupuleusement observés en volière, sont des semeurs au plantoir, qui mettent leurs semences en terre une par une et non par groupes. Je ne vois pas de raison pour que la sauterelle verte et toute la série se comportent d'autre manière. L'image classique dont je parlais tantôt perpétue très probablement une erreur.

Sous un autre aspect, celui du chant, les livres que je peux consulter sont plus défectueux encore. Ils parlent bien du *miroir*, cette fine membrane vibrante qui reluit ainsi qu'une lamelle de mica ; mais comment cette cymbale est-elle mise en vibration ? C'est ce qu'ils ne disent pas ou disent de façon fort vague, incorrecte. Friction des élytres, frottement mutuel des nervures, et c'est tout. Je désirais explication plus lucide. La boîte à musique d'une sauterelle doit avoir elle aussi mécanisme précis. Informons-nous donc, quitte à répéter peut-être des observations déjà faites, mais ignorées d'un solitaire.

Et d'abord le Dectique à fond blanc. Sa chanson débute par un bruit sec, aigu, métallique, fort semblable à celui que fait entendre le tourde sur le qui-vive quand il se gorge d'olives. C'est une suite de coups isolés, *tik tik*, longuement espacés. Puis, par un crescendo graduel, le chant devient un cliquetis rapide où le *tik tik* fondamental s'accompagne d'une sourde basse continue. En finale, le crescendo devient tel que la note métallique s'éteint et que le chant se transforme en un simple bruit de frôlement, en un *frrr-frrr-frrr* de grande rapidité.

Le virtuose continue ainsi des heures durant, entrecoupant ses strophes de silences. Dans sa plénitude, le chant peut se percevoir à une dizaine de mètres de distance si le temps est calme. Les femelles paraissent n'y faire aucune attention ; du moins je ne surprends rien qui dénote chez elles satisfaction de dilettante.

Que le bruit de frôlement provienne des nervures mutuellement frictionnées sur les deux membranes arides, c'est pos-

sible; mais le cliquetis si nettement scandé doit avoir, m'est avis, une autre origine. Examinons la chose de près.

Les élytres du Dectique se dilatent à la base et forment sur le dos une dépression plane en triangle allongé. Voilà le champ sonore. L'élytre gauche y chevauche sur l'élytre droite et masque en plein, au repos, l'appareil musical de celle-ci. De cet appareil, la partie la mieux distincte, la mieux connue de temps immémorial, est le *miroir*, ainsi dénommé à cause du brillant de sa fine membrane ovalaire, enchâssée dans le cadre d'une nervure. C'est la peau d'un tambour, d'un tympanon d'exquise délicatesse, avec cette différence qu'il résonne sans être percuté. Rien n'est en contact avec lui quand le Dectique chante. Les vibrations lui sont communiquées, parties d'ailleurs. Et comment?

Le voici. Sa bordure se prolonge à l'angle interne de la base par une obtuse et large dent, munie à l'extrémité d'un pli, plus saillant, plus robuste, plus brun que les autres nervures çà et là réparties. Je nommerai ce pli *nervure de friction*. C'est là le point de départ de l'ébranlement qui fait sonner le miroir. L'évidence se fera quand le reste de l'appareil sera connu.

Ce reste, mécanisme moteur, est sur l'élytre gauche, recouvrant l'autre de son rebord plan. Au dehors, rien de remarquable, si ce n'est — et encore quand on est averti — une sorte de bourrelet transversal, un peu oblique, que l'on prendrait tout simplement pour une nervure plus forte que les autres.

Mais soumettons à l'examen de la loupe la face inférieure. Le bourrelet est bien mieux qu'une vulgaire nervure. C'est un instrument de haute précision, un superbe *archet* à crémaillère, merveilleux de régularité dans sa petitesse. Jamais l'industrie humaine entaillant le métal pour les plus fines pièces de l'horlogerie, n'est arrivée à cette perfection.

Sa forme est celle d'un fuseau courbe. D'une extrémité à l'autre, il est gravé en travers d'environ quatre-vingts dents

triangulaires, bien égales, en matière dure, inusable, d'un brun marron foncé.

L'usage de ce bijou mécanique saute aux yeux. Si l'on soulève un peu sur le Dectique mort le rebord plan des deux élytres pour mettre celles-ci dans la position qu'elles prennent en résonnant, on voit l'archet engrener sa crémaillère sur la nervure terminale que je viens de nommer nervure de friction ; on suit le passage des dents qui, d'un bout à l'autre de la série, ne s'écartent jamais du point à ébranler ; et si la manœuvre est conduite avec quelque dextérité, le mort chante, c'est-à-dire fait entendre quelques notes de son cliquetis.

La production du son chez le Dectique n'a plus rien de caché. L'archet denté de l'élytre gauche est l'organe moteur ; la nervure de friction de l'élytre droite est le point d'ébranlement ; la pellicule tendue du miroir est l'organe résonnateur qui vibre par l'intermédiaire de son cadre ébranlé. Notre musique a bien des membranes vibrantes, mais toujours par percussion directe. Plus hardi que nos luthiers, le Dectique associe l'archet avec le tympanon.

Ainsi se comportent les divers locustiens. Tous; Éphippigère, Conocéphale, Platycleis, Phanéroptère, Xiphidion et les autres, ébranlent par les dents d'un archet à crémaillère, situé à la face inférieure de l'élytre gauche, le rebord épaissi de l'élytre droite, ce qui met le miroir en trépidation sonore.

L'Éphippigère, qui se prive d'ailes et réduit les élytres à deux écailles concaves emboîtées, est remarquable, entre tous les locustiens, par la puissance de son archet. Nulle autre part je n'ai trouvé denticulations aussi nettement sculptées avec une rigueur géométrique. Cependant l'insecte chante en mode mineur, pourrait-on dire. Sa mélopée est traînante et comme plaintive. C'est ici affaire de cadence bien plus que d'instrument accordé sur un autre ton. Le coup d'archet de l'Éphippigère est lent ; celui du Dectique est allègre.

Enfin tous les locustiens sont gauchers ; leur élytre gauche

porte l'archet et chevauche toujours sur l'élytre droite. D'après la seule espèce que la saison tardive me permette de consulter au moment où j'écris ces lignes, les Grylliens seraient, au contraire, droitiers; leur élytre droite chevaucherait sur la gauche. De plus, les deux élytres, également vibrantes, seraient l'une et l'autre pourvues d'archet. De leur double et mutuelle action, résulterait la puissance du chant, bien supérieur à celui des locustes. En attendant que je puisse interroger le vulgaire grillon noir, virtuose printanier, disons ce que nous apprend son émule automnal, le grillon d'Italie (*Œcanthus pellucens* Scop.).

Curieux insecte, en vérité, fluet, débile, tout pâle, presque blanc, comme il convient à des habitudes nocturnes. Son chant, douce symphonie des soirées calmes et chaudes, depuis juillet jusqu'en octobre, commence au coucher du soleil et se continue la majeure partie de la nuit. A la campagne, il est ici connu de tous, car le moindre fourré de broussailles jusqu'à l'entrée du village, a son groupe de concertants. Il résonne même dans les greniers où parfois l'insecte s'égare, amené avec les fourrages. Mais personne, tant les mœurs du pâle grillon sont discrètes, ne sait exactement la provenance de la sérénade, que l'on rapporte, bien à tort, au vulgaire grillon noir, à cette époque tout jeune et muet.

Ce chant est un *cri-i-i-i*, *cri-i-i-i* lent et doux, sans modulations lorsque rien ne trouble l'insecte établi sur le bas feuillage. Mais au moindre bruit, l'exécutant se fait ventriloque. Vous l'entendiez là, tout près devant vous; et voici que soudain vous l'entendez là-bas, à vingt pas de distance, continuant son couplet assourdi par la distance. Vous y allez. Rien. Le son arrive du point primitif. Ce n'est pas cela encore. Le son vient cette fois de gauche, à moins que ce ne soit de droite, si ce n'est d'arrière. Indécision complète, impuissance de s'orienter par l'ouïe vers le point où stridule l'insecte. Il faut une belle dose de patience et de minutieuses précautions pour capturer le chanteur à la clarté d'une lanterne. Les quelques sujets pris dans ces conditions et mis en

volière m'ont appris le peu que je sais sur le virtuose qui déroute si bien notre oreille.

Les élytres sont l'une et l'autre formées d'une ample membrane aride, diaphane, aussi fine qu'une blanche pellicule d'ognon, et apte à vibrer dans toute son étendue. Leur forme est celle d'un segment de cercle atténué au bout supérieur. Ce segment se replie à angle droit suivant une forte nervure longitudinale et descend en un rebord qui cerne le flanc de l'insecte dans l'attitude du repos. L'élytre de droite chevauche sur celle de gauche. Son bord interne porte en dessous, près de la base, une callosité d'où partent cinq nervures rayonnantes, deux dirigées vers le haut, deux vers le bas et la cinquième à peu près transversale. Cette dernière, légèrement rousse, est la pièce fondamentale, enfin l'*archet*, comme le démontrent les fines dentelures dont elle est gravée en travers. Le reste de l'élytre présente quelques autres nervures de moindre importance, qui tiennent la membrane tendue sans faire partie de l'appareil sonore.

L'élytre gauche, ou inférieure, a la même structure, avec cette différence que l'archet, la callosité et les nervures qui en rayonnent occupent maintenant la face d'en haut. On constate en outre que les deux archets, celui de droite et celui de gauche, se croisent obliquement.

Lorsque le chant a son plein éclat, les élytres, tenues hautement relevées et pareilles à une ample voilure de gaze, ne se touchent que par le bord interne. Alors les deux archets engrènent obliquement l'un sur l'autre, et de leur mutuelle friction engendrent l'ébranlement sonore des deux membranes tendues. Le son doit se modifier suivant que les coups de râpe de chaque archet se portent sur la callosité, elle-même rugueuse, de l'élytre opposée, ou bien sur l'une des quatre nervures lisses et rayonnantes. Ainsi s'expliqueraient en partie les illusions produites par un chant qui semble venir d'ici, de là, d'ailleurs, lorsque le timide insecte se méfie.

L'illusion des sons faibles ou forts, éclatants ou étouffés, et par suite de la distance, ressource principale de l'art du

ventriloque, a une autre source, facile à découvrir. Pour les sons éclatants, les élytres sont en plein relevées; pour les sons étouffés, elles sont plus ou moins abaissées. Dans cette pose, leur rebord externe se rabat à des degrés divers sur les flancs mous de l'insecte, ce qui diminue d'autant l'étendue de la partie vibrante et en affaiblit le son.

L'approche ménagée du doigt étouffe l'éclat d'un verre qui tinte, et le change en un son voilé, indécis, qui semble venir du lointain. Le blême grillon connaît ce secret d'acoustique. Il égare qui le recherche en appliquant sur les mollesses du ventre le rebord de ses lames vibrantes. Nos instruments musicaux ont leurs étouffoirs, leurs sourdines; celui de l'Œcanthe pellucide rivalise avec eux et les dépasse en simplicité de moyens, en perfection de résultats.

EXPLICATION DES FIGURES

Fig. 1. — Spermatophore du Dectique à front blanc.
Fig. 2. — Aspect microscopique du contenu du réceptacle séminal de la femelle après l'accouplement.
Fig. 3. — Spermatozoïdes hors de leurs cellules.
Fig. 4. — Spermatophore de l'Éphippigère des vignes.
Fig. 5. — Organes mâles du Dectique à front blanc.
Fig. 6. — Élytre gauche du Dectique à front blanc; *a*, archet vu par la face dorsale.
Fig. 7. — Élytre droite; *n*, nervure de friction; *m*, miroir.
Fig. 8. — Archet du Dectique à front blanc.
Fig. 9. — Fragment de l'archet de l'Éphippigère des vignes, très grossi.

SUR

QUELQUES SINGES AFRICAINS

APPARTENANT AUX GENRES

COLOBUS ET *CERCOPITHECUS*

Par E. de POUSARGUES.

Au commencement de l'année 1895, le Laboratoire de Mammalogie du Muséum a reçu de points différents de l'Afrique, deux collections de Mammifères, importantes moins par le nombre que par la rareté des spécimens qu'elles contenaient, et dont mon savant et vénéré maître, M. A. Milne-Edwards, a bien voulu me confier l'étude. L'une de ces collections, qui nous occupera en premier lieu, avait été rassemblée sur la Côte d'Ivoire et dans le pays de Kong par les soins de M. Moskovitz, qui a malheureusement succombé aux attaques du climat meurtrier de cette région; la seconde provenait au contraire de cette partie de la Côte orientale d'Afrique, qui fait face à l'île de Zanzibar, et avait été adressée au Muséum par M. Gierra, qui actuellement encore, explore avec persévérance et succès le district d'Usambara, et la vallée du Pangani. Ce second envoi comprenait, entre autres Mammifères intéressants, deux exemplaires de *Colobus palliatus* (Pet.), que nous étudierons en dernier lieu, et dont l'examen m'a permis de reconnaître la validité, généralement méconnue, de cette espèce.

1° Notes sur quelques espèces de Singes, provenant du voyage de M. Max Moskovitz au pays de Kong.

M. Max Moskovitz est mort le 20 septembre 1894, enlevé par une attaque de dysenterie au cours de son exploration au pays de Kong. Ce voyageur s'était préparé dans les laboratoires du Muséum à la mission qu'il devait remplir, et il n'a pas manqué de réunir des collections intéressantes dans ces régions peu connues. Parti de Grand Bassam sur la Côte d'Ivoire, il s'était dirigé vers Atakrou en remontant l'Akba, d'Atakrou à Adjakobou par les rapides de l'Akba et de la rivière Ba, d'Adjakobou à Bondoukou par Zaranou, et enfin de Bondoukou à Kong où il était arrivé le 17 mai 1894. Le 16 novembre 1893, M. Max Moskovitz et M. Dautier, son compagnon de route, écrivaient à M. Milne-Edwards une lettre d'Aniasué pour lui annoncer l'envoi d'une caisse contenant des Mammifères. Cette caisse n'est parvenue au Muséum qu'au mois de janvier 1895, et cependant, grâce à l'excellente préparation des peaux, celles-ci n'avaient pas eu à souffrir de l'humidité, ni de l'attaque des Insectes.

L'envoi de M. Moskovitz comprenait un certain nombre d'échantillons mammalogiques dont j'ai déjà donné l'énumération dans une notice parue dans le *Bulletin du Muséum* (1), je n'y reviendrai pas ici, et je ne m'occuperai que des Singes, dont l'étude m'a permis, d'une part de constater sur une espèce plusieurs particularités intéressantes, d'un autre côté d'élucider certains points jusqu'ici restés obscurs ou controversés concernant la validité de quelques autres, enfin d'émettre quelques vues sur le mode de répartition de ces animaux sur le continent africain.

Il est à remarquer, en effet, qu'aucun des Singes de la collection Moskovitz n'a jamais été observé non seulement

(1) *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle*, n° 3, p. 98, 1895.

sur des points de l'Afrique autres que les côtes de la Guinée supérieure, mais même dans des contrées assez voisines, telles que le Cameron, le Gabon et le Congo, dont la faune simienne nous est cependant bien connue grâce aux recherches des explorateurs français. Cette observation ne s'applique pas seulement aux cinq espèces que nous étudierons plus loin, elle est plus générale, et on doit l'étendre, les Anthropomorphes exceptés, à tous les Quadrumanes, Colobes ou Guenons, Cercocèbes ou Cynocéphales, que l'on rencontre sur les côtes de la Guinée supérieure, ou pour mieux dire, *à l'Ouest du Niger*, où ils semblent pour ainsi dire avoir été parqués. Ces mêmes genres comptent, à l'Est de ce même fleuve, et dissiminées sur le continent africain, des espèces représentatives, mais distinctes, et il suffira d'examiner le tableau ci-joint, pour être frappé des affinités étroites et du parallélisme presque complet de ces formes locales. Deux types ont été exclus de cette nomenclature, c'est d'une part le *C. albigularis* (Syk.), de l'autre, la variété *ignitus* du *C. diana*. Nous verrons ci-après ce que l'on doit conclure de la présence supposée de ce dernier sur la côte congolaise. Quant à la Guenon de Syke, les zoologistes discutent encore si les spécimens de l'Est africain et de la Côte d'Or rapportés à ce type, doivent être considérés comme identiques (1). Deux hypothèses se présentent pour expliquer cette indépendance presque absolue de la faune simienne des contrées situées à l'Ouest du Niger. Ou bien l'on doit faire intervenir une adaptation à des influences de milieu, et partant, supposer de chaque côté de cette grande artère africaine des différences dans le régime climatérique, dans la nature et la configuration du sol et dans la flore forestière, modifiant profondément les conditions d'existence; ou bien au contraire admettre, que par la largeur de son lit, coupé de chutes et de rapides, le Niger oppose à la dispersion des Singes une bar-

(1) Sclater, *Proc. Zool. Soc. London*, p. 251, 506, 691 ; 1893

FAMILLES	SECTIONS	ESPECES A L'OUEST DU NIGER		ESPÈCES REPRÉSENTATIVES A L'EST DU NIGER	
Colobes.....	nigri.....	polycomus. (Ill.)	Sierra-Leone.	satanas. (Wat.)	Gabon.
		ursinus. (Og.)	Sierra-Leone.	angolensis. (Scl.)	Angola.
				palliatus. (Pet.)	Afrique orientale.
		vellerosus. (I. Geof.)	Côte d'Or.	guereza. (Rüpp.)	Abyssinie-Congo.
	rufi.....	ferrugineus. (Shaw.)	Sierra-Leone.	Pennanti. (Wat.)	Gabon-Congo.
		fuligino-sus. rufofuliginus (Og.)	Gambie.	Tholloni (A. M.-Edw.)	Congo (rive gauche).
		fuligino-sus. rufoniger. (Og.)	Côte d'Or.	Kirki. (Gr.)	Zanzibar.
	brunnei....	verus. (v. Ben.)	Côte d'Or.	? rufomitratus. (Pet.)	Afrique orientale.
Cercopithèques.	rhinosticti..	petaurista. (Schreb.)	Côte d'Or.	ascanias. (Aud.)	Région des Lacs-Angola.
		Büttikoferi. (Jent.)	Libéria.	erythrotis. (Wat.)	Fernando-Po.
		Martini. (Wat.)	Guinée.	nictitans. (L.)	Gabon-Congo.
	chloronoti..	callitrichus. (Geoff.)	Sénégambie.	sabæus. (L.)	Abyssinie-Oubangui.
	erythronoti.	patas. (Schreb.)	Sénégambie.	pyrrhonotus. (H. et Ehr.)	Kordofan.
	melanochiri.	Campbelli. (Wat.)	Côte d'Or, Libéria.	mona. (Schreb.)	Cameron.
				pogonias. (Benn.)	Gabon-Congo.
	barbati.....	diana. (L.)	Côte d'Or.	Brazzæ. (A. M.-Edw.)	Congo-Haut-Nil.
Cercocèbes.....		æthiops. (Gr.)	Côte d'Or.	collaris. (Gr.)	Cameron-Congo.
				albigena. (Puch.)	Congo-Oubangui.
		fuliginosus. (E. Geoff.)	Libéria.	galeritus. (Pet.)	Afrique orientale.
				agilis (A. M.-Edw.)	Congo.
Cynocéphales...		sphinx. (E. Geoff.)	Sénégambie.	babuin. (F. Cuv.)	Sennaar-Mozambique.
		olivaceus. (I. Geoff.)	Côte d'Or, Bénin.	doguera. (Puch. et Sch.)	Abyssinie-Congo.
				porcarius. (E. Geoff.)	Afrique australe.

rière infranchissable, que ces animaux ne sauraient tourner du côté de la source de ce fleuve, sans rencontrer bientôt un obstacle plus insurmontable encore, le désert saharien. Cette dernière hypothèse me paraît la plus acceptable, et sera vérifiée et probablement confirmée par l'étude plus complète de la faune et de la flore encore mal connues des régions situées immédiatement sur la rive gauche du Niger, et comprenant l'Adamaoua arrosé par la Benoué, le Sokoto et le Bornou, situés mi-partie dans le bassin du Niger, mi-partie dans celui du Komadougou tributaire du lac Tchad.

Du reste, des faits analogues à ceux que je viens d'exposer ont été signalés par A. R. Wallace (1), dans l'Amérique du Sud, pour l'Amazone et plusieurs de ses affluents, entre autres, le Rio Negro, arrêtant, sur sa rive Nord, plusieurs Singes, *Jacchus bicolor*, *Ateles paniscus*, *Pithecia satanas*, et même des Oiseaux, *Galbula viridis*, et sur sa berge Sud, *Lagothrix Humboldti*, et *Macrocercus Maximiliani*, *Pteroglossus Beauharnaisi*. Aussi, ce savant zoologiste pose-t-il en principe qu'une vallée ou un grand cours d'eau peuvent arrêter dans leur dispersion, non seulement certains Mammifères, et plus particulièrement les Singes, mais aussi des Oiseaux et des Insectes. Ce même principe avait déjà été énoncé antérieurement par A. Murray (2), d'une façon plus explicite. « Les grands fleuves, dit cet auteur, sont un réel obstacle à la dispersion des espèces, quand la longueur de leur cours ne permet pas de les tourner facilement. » Nous n'avons pas à discuter ici, si cette loi est rigoureusement applicable à la généralité des Mammifères, il nous suffit de constater qu'elle est d'une justesse absolue en ce qui concerne les Singes. Aucun fleuve peut-être ne remplit mieux que le Niger les conditions émises par Murray ; la longueur considérable et la forme semi-circulaire de son cours délimitent comme une sorte de parc

(1) A. R. Wallace, *Geograph. distrib. of animals*, p. 12 et 13, vol. I, 1876.
(2) Andrew Murray, *Geographic. distribution of Mammals*, p. 309, 1866.

immense parfaitement clos. J'ai fait remarquer de plus, comment cette barrière hydrographique se trouve, en son point faible, vers son origine, renforcée par une large zone désertique qui prévient toute évasion. On peut donc dire que le Niger, limite à l'Est, une véritable province zoologigique *simienne*, qui a pour autres confins naturels au Nord le Sahara, à l'Ouest et au Sud l'Atlantique. Cette province, absolument fermée, comprend non seulement les régions encerclées dans la vaste boucle du Niger, et arrosées par d'autres fleuves assez importants tels que les Voltas et l'Akba, mais aussi les bassins des Rivières du Sud, de la Casamance, de la Gambie et du Sénégal.

La collection de M. Moskowitz comprenait deux espèces de Colobes, *Colobus verus* (v. *Ben.*), *Colobus fuliginosus var. rufoniger* (Og.), et trois espèces de Cercopithèques, *Cercopithecus petaurista* (*Schreb.*), *Cercopithecus Campbelli* (*Wat.*). *Cercopithecus diana* (*L.*) que nous étudierons successivement.

1° *Colobus verus* (v. *Ben.*).

Sous-genre *Procolobus* (*Rochbr.*) (1).

Les indigènes de la Côte d'Ivoire nomment ce Singe *Assébé*. L'exemplaire que le Muséum a reçu de M. Moskovitz mesure 60 centimètres pour la longueur de la tête et du corps, et 64 pour celle de la queue; c'est un magnifique mâle, à dentition complète, à fortes canines, parvenu par conséquent à sa pleine maturité, et se prêtant merveilleusement à des études comparatives.

L'examen que j'en ai fait, m'a permis de relever un certain nombre de caractères, qui éloignent cette espèce de la plupart de ses congénères et dont l'importance m'a paru plus que spécifique (2). La tête osseuse présente en effet une

(1) De Rochebrune, *Faune de la Sénégambie* (Supplément). Mammifères, p. 94 et 97, 1886-1887.

(2) Suivant la loi de priorité, la dénomination de *Lophocolobus* que j'avais d'abord choisie comme terme subgénérique (*Bull. du Muséum*, n° 3, p. 98,

conformation toute spéciale ; les figures (1 et 2) représentant réduites de moitié, la première, la tête osseuse du *C. verus*, la seconde, celle du *C. satanas*, peuvent déjà donner une idée

Fig. 1.

de la dissemblance qui existe entre elles, mais l'étude des mesures réunies et mises en parallèle dans le tableau suivant, et des deux figures schématiques (3 et 4), fera ressortir davan-

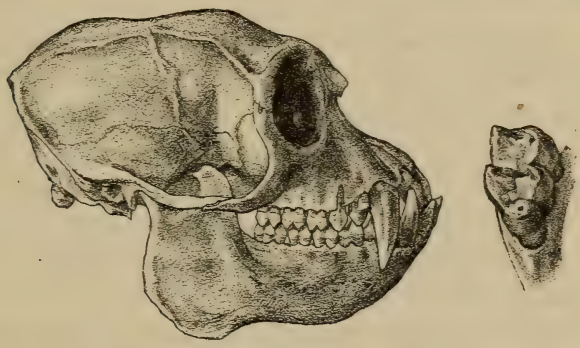


Fig. 2.

tage encore les différences de forme et de proportions que l'on observe entre le crâne du *C. verus* et ceux des *C. satanas* et *C. guereza* adoptés comme termes de comparaison.

1895), doit disparaître, et le céder à celle de *Procolobus* sous laquelle M. de Rochebrune avait déjà distingué génériquement l'espèce qui nous occupe.

MESURES EN MILLIMÈTRES	C. VERUS ♂	C. SATANAS ♂	C. GUEREZA ♂
1. Longueur maximum du crâne en ligne droite, de la crête occipitale à l'extrémité des prémaxillaires	89,5	111	119
2. Distance de l'extrémité des prémaxillaires à la suture naso-frontale	32	41,5	45
3. Distance en ligne droite de la suture naso-frontale à la crête occipitale	74	85	84,5
4. Longueur de la face inférieure du crâne, de l'un des condyles à l'extrémité des prémaxillaires	68	90	96
5. Longueur de la voûte palatine	32	42	51
6. Longueur maximum de la mandibule, de la symphyse au condyle	61	80	88
7. Hauteur du condyle au-dessus du bord inférieur de la mandibule	26,5	41	47
8. Hauteur maximum de la tête osseuse au-dessus du bord inférieur de la mandibule	68,5	81	91
Rapport entre les mesures (8) et (1)	0,76	0,73	0,76
Rapport entre les mesures (6) et (1)	0,68	0,72	0,74
Rapport entre les mesures (7) et (8)	0,38	0,50	0,51

Comme l'ont observé très justement MM. de Rochebrune (1) et Jentink (2), la tête du *C. verus* se fait remarquer par sa petitesse relative; les mesures ci-dessus nous montrent en effet qu'elle est inférieure de près de 3 centimètres en longueur, et de plus de 2 centimètres en hauteur à celle du *C. guereza*, différences qui sont hors de proportion avec celles qui existent entre les tailles respectives de ces deux espèces.

Mais il existe un écart bien plus accusé dans les proportions des diverses parties constitutives de la tête osseuse.

En établissant les rapports de la longueur à la hauteur totale pour les trois espèces en comparaison, nous les trouvons il est vrai, à très peu près égaux [*rapport entre les mesures* (8) et (1)], et indiquant que les hauteurs équivalent environ aux trois quarts des longueurs. Mais l'égalité de ces rapports n'entraîne nullement la similitude des crânes, car si nous

(1) De Rochebrune, *loc. cit.*, p. 102.
(2) Jentink, *Notes fr. Leyden Museum*, vol. X, p. 8, 1888.

décomposons ces diverses mesures, nous trouvons chez le *C. guereza*, que sur les 91 millimètres de hauteur totale, 47, c'est-à-dire plus de la moitié, doivent être attribués à la hauteur de la mandibule jusqu'à son condyle, et qu'il n'en reste par conséquent que 44 pour la boîte encéphalique. De même chez le *C. satanas*, nous trouvons 41 millimètres, pour la hauteur du condyle mandibulaire, 40 seulement pour la boîte crânienne.

Au contraire, chez le *C. verus*, pour 68 millimètres et demi de hauteur totale, on n'en compte que 26 et demi pour la hauteur du condyle, tandis que l'élévation du crâne au-

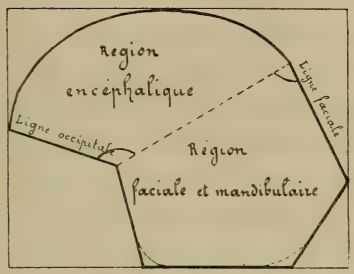


Fig. 3.

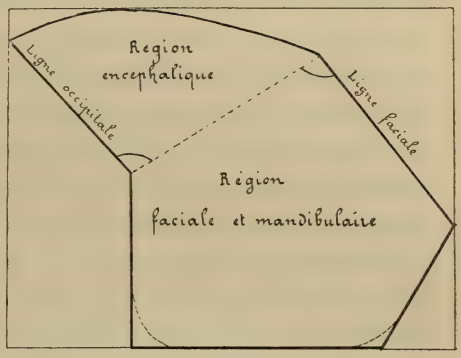


Fig. 4.

dessus de ce niveau est de 42. Ces disproportions exprimées dans le tableau précédent par les rapports entre les mesures (7) et (8), non seulement entraînent des différences considérables dans la forme de la voûte crânienne chez ces diverses espèces, mais, d'autre part, influent puissamment sur la configuration du museau et la direction de la ligne faciale, comme on peut s'en rendre compte *de visu* sur les figures schématiques (3 et 4).

Chez le *C. guereza* (fig. 4), la voûte crânienne, basse, déprimée, s'élève peu au-dessus du niveau de son articulation mandibulaire et ne s'étend que médiocrement en avant, tandis que le plan dentaire est au contraire très élevé par suite du grand développement en hauteur de la mandibule.

Il résulte de cette disposition que toute la face depuis la suture naso-frontale, jusqu'au bord alvéolaire des incisives, se trouve entraînée en avant, suivant une direction très oblique, et que le museau est extrêmement proclive et saillant. Chez le *C. verus* (fig. 3) le plan dentaire est bas, tandis que la capsule cérébrale vaste, renflée, globuleuse, présente une hauteur considérable au-dessus du condyle mandibulaire, et une extension sensible en avant, d'où une direction moins oblique pour la ligne faciale qui se rapproche de la verticale, et un museau à peine proéminent, et comme tronqué.

Des disproportions assez accusées s'observent également chez ces trois espèces entre les mesures prises suivant l'axe longitudinal du crâne ; mais elles sont dues, moins à des différences, appréciables cependant, dans la longueur relative des régions masticatrices (*mesures* 5 et 6), qu'aux dissemblances que l'on constate dans la forme et le développement de toute la partie postérieure de la boîte cérébrale.

Chez le *C. satanas* et le *C. guereza*, les pariétaux s'étendent très peu en arrière, dès lors, le plan occipital qui les limite de ce côté, se redresse pour se rapprocher de la verticale, ce qui, chez ces Colobes, fait paraître le crâne comme tronqué dans sa région postérieure. On peut se faire une juste idée de cette disposition d'après la figure (4) où l'on voit la ligne occipitale prendre une orientation sensiblement parallèle à celle de la ligne faciale. Il en est tout autrement chez le *C. verus*, dont la voûte crânienne se prolonge très loin en arrière et en bas, par suite du grand développement des pariétaux dans cette direction. L'occipital se trouve ainsi reporté à peu près au même plan que la face inférieure basale du crâne, et les deux lignes faciale et occipitale s'éloignent, chacune de son côté, du parallélisme auquel elles tendent chez les autres espèces, et qu'elles affectent même complètement chez le *C. guereza*. Cette disposition toute spéciale contribue en même temps à augmenter chez le *C. verus* la capacité de la capsule cérébrale, dont le

volume total se trouve à peu près égal à celui de toute la région faciale et mandibulaire.

Ce rapport se trouve nettement indiqué sur la figure 3, où la ligne pointillée joignant le condyle de la mandibule à la suture naso-frontale coïncide presque avec la diagonale du rectangle circonscrit, et délimite de part et d'autre deux aires sensiblement équivalentes. Si l'on se reporte à la figure 4, l'on sera immédiatement frappé de l'énorme disproportion qui existe chez le *C. guereza* entre la région mandibulo-faciale et la région encéphalique, laquelle n'équivaut même pas à la seule partie faciale de la première. Ces différences peuvent d'ailleurs être parfaitement mises en évidence par l'expérience suivante :

Les deux têtes osseuses, celle du *C. verus*, et celle du *C. guereza*, étant placées sur un plan horizontal, et reposant sur leurs bords mandibulaires inférieurs, il suffit de la plus légère pression sur la partie postérieure du crâne pour faire osciller la tête du *C. verus* sur le talon de la mandibule et la faire basculer en arrière ; tandis que la tête du *C. guereza* présente au contraire une stabilité beaucoup plus parfaite, son centre de gravité se trouvant reporté très en avant par suite de son mode de conformation. Pour résumer les observations qui précédent, je dirai que les dissemblances que l'on remarque entre la tête osseuse du *C. verus* et celles du *C. guereza* et de la plupart des autres Colobes, résultent de l'inégalité des proportions partielles, pour des proportions générales tout à fait ou presque identiques.

Signalons de plus sur le dessus du crâne du *C. verus*, la présence d'une crête sagittale impaire médiane débutant à une petite distance (18^{mm}) en arrière de la ligne orbitaire, et formée par la réunion des deux arêtes émanant de l'angle supéro-externe des orbites. Chez les autres Colobes, même très vieux, jamais ces arêtes, limitant en haut les fosses temporales, ne convergent aussi rapidement ; chez certains, elles courent parallèlement de chaque côté et à une assez grande distance de la ligne sagittale, jusqu'à la crête occi-

pitale (fig. 2); chez d'autres, elles convergent et se réunissent au point de rencontre des sutures interpariétale et pariéto-occipitale; enfin, leur point de confluence peut être plus antérieur, mais la crête sagittale à laquelle elles donnent alors naissance, n'intéresse jamais les frontaux (*C. Kirki*, *C. rufomitratus*) (1). Chez le *C. verus*, les caisses auditives ne présentent pas cet aplatissement, et cette surface rugueuse, mamelonnée, hérissée de pointes et d'apophyses, que l'on remarque chez les autres Colobes; elles sont renflées, assez globuleuses, à surface presque lisse, et méritent le nom de bulles. Enfin la dernière molaire inférieure (fig. 1) compte six tubercules nettement formés, le postéro-interne est presque égal à l'externe; il est au contraire généralement absent (fig. 2) ou à peine indiqué chez les autres espèces.

Aux membres antérieurs, chez le *C. verus*, les dimensions relatives des doigts et de leurs métacarpiens, même pour le pouce, sont celles que l'on remarque chez les autres Colobes, mais aux membres postérieurs, le deuxième et surtout le cinquième doigt, sont plus réduits, et leurs extrémités dépassent à peine la première phalange des deux doigts médians. Si l'on ajoute à toutes ces différences d'une réelle importance la particularité signalée par M. Jentink (2) dans le nombre des vertèbres lombaires qui est six et non pas sept comme c'est la règle chez les autres représentants du genre, on conviendra que le *C. verus* mérite d'être distingué subgénériquement de ses congénères, à plus juste titre que le Talapoin (*Miopithecus*) du reste des Cercopithèques.

Les caractères extérieurs viennent, du reste, à l'appui des données ostéologiques. On ne trouve chez le *C. verus* ni de longs panaches temporaux, scapulaires ou pleuraux, ni de touffe caudale; les teintes diffèrent également de celles qui

(1) *C. rufomitratus.* — Peters, *Monatsber. Akad. Wissensch. Berlin*, p. 829, pl. II, 1880.

(2) Jentink, *loc. cit.*, p. 7.

caractérisent les autres espèces. Le pelage d'un brun jaunâtre sur le dessus et les côtés du corps, lavé de gris sur les membres et la queue, d'un blanc faiblement teinté de gris bleuâtre sur toutes les parties inférieures, présente une longueur uniforme sur le tronc, puis devient plus court sur la tête et les membres, et presque ras sur la queue jusqu'à son extrémité. Les poils présentent sur le dessus de la tête une orientation toute particulière. Deux points ou centres de dispersion symétriques, assez rapprochés de la ligne médiane, s'observent sur le devant du front à une petite distance en arrière de la ligne sourcilière; il s'en échappe deux courants de poils dressés et tourbillonnants qui les contournent en arrière et viennent se heurter sur la ligne médiane en formant une crête peu élevée qui court le long du vertex et s'évanouit sur la nuque, d'où le nom de *cristatus* donné par Gray (1) à cette espèce.

On peut se convaincre par tous ces détails, que Temminck n'avait pas tout à fait tort lorsqu'il écrivait que le terme *verus* avait été bien mal choisi pour désigner cette espèce. Ce n'est pas là, en effet, un Colobe typique, et à part l'absence du pouce, on dirait plutôt d'un Semnopithèque égaré sur la Côte occidentale d'Afrique. La distinction subgénérique (*Procolobus*) de ce type aberrant, se trouve donc parfaitement légitimée.

Par les proportions des diverses parties du crâne, et la présence d'une arête sagittale osseuse le long de la suture interpariétale, deux espèces semblent se rapprocher du type *Procolobus :* ce sont le *C. Kirki* (Gr.) et le *C. rufomitratus* (Pet.). Les teintes du pelage chez ce dernier présentent même de réelles analogies avec celles de la livrée du *C. Procolobus verus*, et les poils du vertex affectent une disposition particulière de façon à former une crête, mais transversale interauriculaire (2). Toutefois, ces deux types de l'Afrique orien-

(1) J. E. Gray, *Proc. Zool. Soc. London*, p. 182 (pl. XV, fig. postérieure), 1868.

(2) Peters, *loc. cit.*, pl. I.

tale ne sont encore connus que par un trop petit nombre d'individus, pour que l'on puisse émettre à leur égard quelque conclusion certaine.

Le *C. Procolobus verus* habite le long des Côtes de la Guinée, depuis Sierra-Leone jusqu'à la Côte d'Or, mais il doit y être sinon rare, du moins difficile à capturer. « M. Pel, écrivait Temminck, quoique ayant séjourné près de dix ans à la Côte de Guinée, n'a eu qu'une seule fois l'occasion de se procurer ce Singe. » Durant leurs récents voyages d'exploration (1) MM. Büttikofer, Stampfli et Sala n'ont pu en recueillir qu'un très petit nombre de spécimens, et l'exemplaire qui fait le sujet de cet article est le seul que M. Moskovitz nous ait fait parvenir.

2° *Colobus fuliginosus*, var. *rufoniger* (Og.).

Nom indigène, *Ta-hié*.

L'unique exemplaire femelle bien adulte que le Muséum doit à M. Moskovitz, présente tous les caractères qu'Ogilby a assignés à son espèce *C. rufoniger* (2), dénomination que je n'admettrai pourtant ici qu'à titre subspécifique. On ne peut, en effet, attribuer plus d'importance aux seules différences d'intensité de coloration qui existent entre le *C. rufoniger*, et le *C. rufofuliginus*, et je crois préférable de considérer ces deux formes comme des variétés locales assez constantes, l'une sombre, l'autre claire, d'un même type spécifique, le *C. fuliginosus* (3) (Og.) = *C. Temmincki* (4) (Kuhl.). Cette espèce a été assimilée par la plupart des zoologistes contemporains au *bay monkey* de Pennant, *C. ferrugineus* (Shaw.), et c'est sous ce dernier nom qu'elle a été récemment figurée (5). Contre cette assimilation erronée, je ne puis

(1) Büttikofer et Sala, 1880-1882. Stampfli, 1884-1886. Büttikofer et Stampfli, 1886 et 1887. Jentink (Zoologic. research. in Liberia). *Notes fr. Leyden Museum*, p. 1, vol. X. 1888.

(2) Ogilby, *Ménageries*, p. 273, 1838.

(3) Ogilby, *Proc. Zool. Soc. London*, p. 97, 1835.

(4) Kuhl, *Beitrag. z. Zoolog.*, p. 7, 1820.

(5) *Proc. Zool. Soc. London*, pl. XLVIII, 1890.

mieux faire que de rappeler l'opinion des anciens auteurs qui s'étaient occupés de cette question, et l'avaient résolue de la manière la plus logique.

Le *bay monkey*, type du *C. ferrugineus*, avait déjà disparu depuis longtemps, lorsque Ogilby publia ses *Ménageries* (1838), et ce Colobe ne nous est connu que par la courte diagnose de Pennant à laquelle nous sommes tenus de nous en rapporter scrupuleusement, faute de terme de comparaison directe. Cette diagnose est ainsi conçue : « *Une couronne noire; dos de couleur bai sombre; face externe des membres noire; joues, face inférieure du corps et des membres d'un bai très clair; queue noire.* »

Le *C. fuliginosus*, au contraire, a la tête et le dos noirs (*rufoniger*) ou brun noirâtre fuligineux (*rufofuliginus*), la face externe des membres d'un rouge brique plus ou moins intense, la queue de cette même teinte (*rufofuliginus*) ou plus ou moins abondamment lavée de noir (*rufoniger*). Les teintes sont donc absolument les mêmes chez le *C. ferrugineus* et le *C. fuliginosus ;* mais, comme le fait remarquer très justement Ogilby, leur distribution est inverse, et le roux occupe chez l'un, la même situation que le noir chez l'autre (1). A l'appui de cette manière de voir, l'on peut encore citer l'opinion de Temminck, qui, au sujet du *C. fuliginosus*, s'exprime de la manière suivante : « *Quelques naturalistes ajoutent encore à ces synonymes l'indication très succincte de Pennant de son bay monkey, mais les couleurs du pelage que l'auteur anglais signale en peu de mots, ne sauraient légitimer cette réunion* (2). »

Ce problème de l'identité des deux espèces ou de leur indépendance ne peut être résolu que de la manière suivante. De deux choses l'une : ou le Colobe visé par Pennant dans sa description du *bay monkey* présentait les mêmes caractères de coloration que le *C. fuliginosus* tel que nous

(1) «... though the colours are the same in both, their distribution is reversed, the bay or red of the one occupying the same situation as the black of the other. » Ogilby, *P. Z. S.*, p. 100, 1835.

(2) Temminck, *Esquisses zoologiques* (Côtes de Guinée), p. 24, 1853.

le connaissons d'après les diagnoses très précises et concordantes de Kuhl, Ogilby et Temminck ; dans ce cas, l'emploi du terme spécifique *ferrugineus* ne peut être qu'une *cause d'erreur*, et, suivant la loi établie par Is. Geoffroy Saint-Hilaire (1), cette dénomination, quoique plus ancienne, doit être rejetée, comme impropre et *illogique*, puisqu'elle correspond à une description *contradictoire avec les faits*. Ou bien il faut admettre que la diagnose donnée par Pennant était rigoureusement exacte, et conforme aux faits ; il ne reste plus dès lors qu'à suivre le conseil autrefois donné par Waterhouse, et à laisser le *bay monkey*, *C. ferrugineus* tel, jusqu'à ce que l'on ait retrouvé un Colobe qui réponde exactement à cette description (2). Ce qui découle nécessairement de ce dilemme, c'est que les deux termes *ferrugineus* et *fuliginosus* ne peuvent, en aucun cas, être appliqués à la même espèce et considérés comme synonymes.

La plupart des auteurs ont également identifié les deux variétés du *C. fuliginosus* avec le *C. Pennanti* (Wat.) ; cette assimilation n'est pas mieux fondée que la précédente. Le *C. Pennanti*, jusqu'ici méconnu, constitue une espèce parfaitement distincte, des mieux caractérisées, et ne diffère pas, à mon avis, du *Piliocolobus Bouvieri* récemment décrit par M. de Rochebrune (3). La description assez obscure et pleine de correctifs donnée par Waterhouse (4), peut laisser quelques doutes à cet égard ; il n'en est pas de même de celle, peu connue du reste, qu'Ogilby fit paraître presque en même temps (5) dans ses *Ménageries ;* et je ne puis trouver de meilleur argument à l'appui de ce que j'avance que d'en donner ici une traduction *in extenso :*

(1) Is. Geoffroy Saint-Hilaire, *Catalog. d. Mammifères.* Primates. Introduction, p. XI, 1851.

(2) « I think we had better let the *Bay Monkey* stand, until we can find an animal agreeing with Pennant's description. » Waterhouse. *P. Z. S.*, p. 58, 1838.

On pourrait en dire autant du second Colobe signalé par Pennant sous le nom de *full-bottom Monkey* (C. polycomus) (Zim.).

(3) De Rochebrune, *loc. cit.*, p. 108, pl. IV.

(4) Waterhouse, *Proc. Zool. Soc. London*, p. 57, 1838.

(5) Ogilby, *Ménageries*, vol. I, p. 268, 1838.

« Le *Colobus Pennanti* présente des affinités étroites avec le *C. ferruginosus*, mais ne concorde pas avec la description originale que Pennant a donnée de cette dernière espèce. Des nombreuses peaux qui ont été envoyées dernièrement de Fernando-Po, deux ont été présentées à la Société zoologique et décrites par M. Waterhouse, sous le nom de *C. Pennanti*. La longueur de ces peaux, du nez à l'origine de la queue, était de 2 pieds, 1 pouce ($0^m,68$), la longueur de la queue de 2 pieds, 3 pouces ($0^m,73$), celle de la tête d'environ 4 pouces ; cette dernière mesure est douteuse, vu les plissements et le manque de souplesse des peaux desséchées.

« Toutes les parties supérieures et externes du corps sont d'une teinte rouge pourprée intense ou marron, passant au brun sombre sur la tête, le dos et la queue, mais d'une manière si insensible, qu'on ne peut distinguer aucune ligne de démarcation tranchée entre les deux couleurs, qui semblent se fondre l'une dans l'autre. Le brun, toutefois, n'occupe qu'une bande étroite le long de la ligne médiane du dos, tandis que la teinte marron intense s'étend sur tout le reste des épaules, des flancs et de la face externe des membres. Sous ce rapport, l'animal diffère beaucoup des deux types suivants, *C. rufo-niger*, *C. rufo-fuliginus*, qui non seulement ont les teintes supérieures et inférieures nettement séparées l'une de l'autre, mais chez lesquels aussi la couleur du dos descend sur la face externe des bras et des cuisses, et couvre entièrement les épaules et les flancs.

« Le devant des épaules, la poitrine, le ventre et la face interne des membres sont d'un blanc jaunâtre sale comme chez le *C. rufo-fuliginus*, mais cette couleur n'est pas séparée du marron par la bande d'un roux clair qui court le long des flancs, et caractérise si nettement cette dernière espèce. Les favoris qui garnissent les joues sont longs, serrés, de couleur blanche et dirigés en arrière. La face externe des cuisses, des bras et des avant-bras est d'un rouge pourpré comme les flancs et le corps, mais les membres postérieurs, présentent en bas, à partir du genou, cette même

teinte brune que j'ai signalée sur la tête, le dos et la queue. Les poils de la queue sont très vaguement annelés, et la teinte brune de cet organe ainsi que celle du dos sont plus claires que celle de la tête qui est presque noire. » (Ogilby, *Menageries*, pp. 268, 269, 270. Vol I.)

Pour compléter cette description, ajoutons (ce qu'avait d'ailleurs soupçonné Waterhouse (1), que les mains comme les pieds présentent cette teinte brune dont Ogilby n'avait pu voir que l'amorce sur les exemplaires types, mutilés des quatre membres.

Cette description, on ne peut le méconnaître, s'adapte bien mieux au *Piliocolobus Bouvieri* qu'à l'une quelconque des deux formes du *C. fuliginosus*. Deux objections se présentent, les seules que l'on puisse opposer à cette manière de voir. La première, c'est que ni Waterhouse, ni Ogilby ne parlent du bandeau frontal noir signalé par M. de Rochebrune chez le *P. Bouvieri* : « *pilis superciliorum et tæniæ frontalis nigris* ». Mais rappelons ici que les exemplaires types de Waterhouse et d'Ogilby avaient le dessus de la tête presque noir : « *the head, indeed, almost approaches to black* », que, dès lors, le bandeau frontal, confondu avec la calotte céphalique, a pu leur échapper. J'ai pu, du reste, constater cette même particularité chez un exemplaire *adulte* de l'espèce qui nous occupe, présentant exactement les mêmes dimensions que les types de Waterhouse ; la teinte brun marron du dessus de la tête, va s'assombrissant graduellement en avant et passe insensiblement au noir sur les sourcils et les tempes.

Un autre spécimen, exposé comme le précédent dans les galeries du Muséum, mais *plus jeune*, ne mesurant que 58 centimètres pour la tête et le corps, et 63 pour la queue, répond par sa livrée au *P. Bouvieri*. La teinte générale est moins sombre, et la calotte céphalique d'un roux

(1) Waterhouse, *loc. cit.* « ...The lower parts of the limbs are removed, but, as they are black at the knee and also assume a deep hue below the elbow, it is probable the remaining portions are black externally. »

clair laisse le bandeau noir fronto-temporal bien apparent.

Des variations analogues ne s'observent-elles pas d'ailleurs chez les deux formes du *C. fuliginosus* ? Tantôt la couleur noire ou fuligineuse du dessus du corps s'étend sans interruption jusqu'aux sourcils, tantôt le roux reparaît sur la nuque et le vertex, ménageant en avant une bandelette frontale noire.

La seconde objection est relative à l'habitat ; le *Piliocolobus Bouvieri* provenant du Gabon et du bassin de l'Ogôoué (1), le type du *C. Pennanti* étant originaire de Fernando-Po. Mais l'authenticité de cette dernière provenance ne doit-elle pas être considérée comme suspecte et douteuse ainsi qu'on l'a reconnu pour bien d'autres espèces, primitivement décrites comme originaires de cette île, retrouvées et capturées par la suite sur le continent africain? Sont dans ce cas, pour ne citer que quelques exemples, *Colobus satanas*, *Genetta poensis*, *Lutra poensis*, *Cephalophus Ogilbyi*, dont le véritable habitat et le principal foyer de dispersion se trouvent au Cameron, au Gabon, et dans le bassin de l'Ogôoué. Tout porte à supposer qu'il en est du *C. Pennanti* comme des divers Mammifères que je viens de nommer; ceux-ci, en effet, il importe de le noter, faisaient partie du même envoi que le *C. Pennanti*, et ont été décrits simultanément par Waterhouse. Étant donnée d'autre part la concordance pour ainsi dire parfaite des descriptions du *C. Pennanti* et du *P. Bouvieri*, il me paraît dès lors impossible de reconnaître et de maintenir une distinction quelconque entre ces deux espèces.

Mais revenons au *C. fuliginosus*, *var. rufoniger* qui fait le sujet de cet article. La longue digression qui précède, nous permet d'ajouter un argument de plus en faveur de sa distinction d'avec le *C. Pennanti*. L'habitat en effet diffère pour les deux espèces. Le *C. Pennanti* se rencontre au

(1) Les deux spécimens de cette espèce que possède le Muséum sont dus à M. de Brazza, qui les avait capturés au cours de sa fameuse expédition de l'Ouest africain.

Gabon, et dans le bassin de l'Ogôoué, ainsi que nous venons de le démontrer ; peut-être habite-t-il aussi Fernando-Po ? Mais aucun explorateur (1) ne l'a signalé le long des côtes de la Guinée supérieure, à l'Ouest du Niger. Le *C. fuliginosus*, au contraire, fréquente l'extrême Ouest africain depuis la Côte d'Or jusqu'à la Gambie ; sa variété *rufoniger* paraît plus spécialement cantonnée dans les forêts de la Côte d'Or et de Libéria, et se propage peut-être vers l'Ouest jusqu'à Sierra-Leone ; sa variété claire, *rufofuliginus*, est plus occidentale et propre au Fouta-Djalon et aux bassins des Rivières du Sud, de la Casamance et de la Gambie.

3° *Cercopithecus petaurista* (Schreb.).

Nom indigène, *Adéré*.

Un spécimen mâle adulte, qui par tous ses caractères répond exactement à la forme que M. Matschie a distinguée tout récemment du *C. petaurista* sous le nom de *C. fantiensis* (2). Doit-on attribuer au degré d'intensité de coloration des poils du dos, et au plus ou moins de largeur de la raie blanche sous-auriculaire et des bandeaux noirs du vertex et des joues, l'importance que leur accorde le savant mammalogiste allemand, ces variations permettent-elles même de considérer le *C. fantiensis* comme une variété du type primordial ? Je serais plutôt tenté de les interpréter de la manière suivante :

Le degré d'intensité de coloration du pelage, l'extension plus ou moins marquée des teintes noires et blanches des joues, ne seraient que des variations individuelles dues probablement à l'âge ; d'autre part, la réduction du bandeau noir interauriculaire du vertex assez vague chez le *C. fantiensis*, semblerait indiquer la faible stabilité de ce caractère

(1) M. de Rochebrune fait remonter le *Piliocolobus Bouvieri* jusque dans les forêts de la Gambie et de la Casamance. Cette indication de provenance demanderait confirmation, et ne peut être acceptée que sous cette réserve, tant que ce Colobe n'aura pas été signalé dans quelque station intermédiaire, le long des côtes de la Guinée supérieure, depuis le Bénin jusqu'aux Rivières du Sud.

(2) Matschie, *Sitz. Bericht Gesellsch. naturforch. Freunde*, p. 98, 1893.

admis comme spécifique par M. Jentink, et permettrait de supposer que l'on peut trouver tous les intermédiaires entre la forme primordiale *C. petaurista* où cette particularité du pelage est fortement accusée, et le *C. Büttikoferi* (Jent.) (1), chez lequel on n'en trouve plus aucune trace. Cette dernière forme ne devrait dès lors être considérée que comme une variété purement locale, occupant le long des Côtes de Guinée un territoire nettement délimité, Sierra-Leone et Libéria. D'autre part, l'espèce *C. fantiensis* se confondrait avec la forme typique *C. petaurista*, et s'étendrait du Cap des Palmes à l'embouchure de la Volta. Peut-être même, lorsque l'on sera en possession de nombreux exemplaires de provenance authentique, devra-t-on ne considérer également que comme simple variété le *C. erythrogaster* (Gr.), type encore peu connu, d'habitat hypothétique, mais étroitement apparenté, par tous ses caractères au *C. fantiensis*.

4° *Cercopithecus Campbelli* (Wat.).

Nom indigène, *Komo*.

Cette espèce, si proche alliée de la Mone (*Sect. D. Melanochiri* (Scl.), présente également des affinités très étroites avec le *C. pogonias* (Benn.), particulièrement avec la variété de cette dernière espèce désignée par Du Chaillu sous le nom de *nigripes*, chez laquelle la bande postérieure dorsale noire devient diffuse et sans contours bien nets (*Sect. E. Auriculati* (Scl.). Du reste les autres traits communs sont nombreux entre les différents représentants de ces deux sections établies par M. Sclater. Par la teinte sombre de la face externe de leurs membres et des extrémités, le *C. pogonias* et ses variétés *C. Erxlebeni* (Puch. et Dahlb.) et *C. nigripes*, viennent se ranger naturellement parmi les *Melanochiri ;* réciproquement, l'épithète *Auriculati* s'applique parfaitement à la Mone et à la Guenon de Campbell, dont les conques auditives ne se distinguent de celles du *C. pogonias* que par la disposition moins pénicillée des poils longs et nombreux qui

(1) Jentink, *Not. fr. Leyden Museum*, vol. III, p. 56, 1886.

les garnissent intérieurement. De plus, toutes ces espèces ont mêmes colorations pour la peau nue de la face et des lèvres; leurs allures, en captivité, sont identiques, et il n'est pas jusqu'à la parfaite consonance des cris qu'elles émettent qui ne trahisse leur indiscutable parenté.

Comme l'a démontré M. Matschie, c'est par erreur que le *C. Campbelli* avait été signalé par M. Noack (1) à Banana près de l'embouchure du Congo. La Guenon de Campbell ne dépasse pas le Niger vers l'Est, et se trouve communément depuis la Côte d'Or jusqu'à Sierra-Leone. M. Büttikofer a rencontré cette espèce par troupes de 50 individus et plus, le long des rives boisées des cours d'eau du Libéria.

5° *Cercopithecus diana* (L.).

Nom indigène, *Kakoua*.

La collection de M. Moskovitz comprenait cinq individus de cette espèce, dont deux adultes et trois jeunes. Chez ces derniers, parvenus seulement à la moitié de leur développement, la livrée est à très peu près identique à celle des adultes. La barbiche est déjà longue et bien fournie, la tache dorsale marron très nettement dessinée; la raie blanche fémorale est plus indécise et ne s'étend pas aussi loin en avant et en bas ; par contre la teinte blanche du poitrail et de la face antérieure des bras, se prolonge tout le long des avant-bras jusqu'à une petite distance des poignets. Chez tous ces spécimens, la teinte blanche de la région anale et de la face interne des cuisses, est fortement lavée de jaune rougeâtre, montrant comme un acheminement vers la coloration rouge marron de ces mêmes parties chez la variété distinguée récemment par M. Sclater sous le nom de *C. diana var. ignitus* (2). Cette sous-espèce, dont on ne connaît encore que trois exemplaires, deux à Londres et un à Berlin (3), serait, paraît-il, originaire du Congo *(Capt. Moore-Harper)*. La présence de la Diane dans cette région de la Côte occidentale

(1) Noack, *Zoolog. Jahrbuch* (Systemat.), vol. IV, p. 250, 1889.
(2) Sclater, *Proc. Zoolog. Soc. London*, p. 255, 1893.
(3) Sclater, *Proc. Zool. Soc. London*, p. 484, 1894.

d'Afrique, constituerait un fait aussi intéressant qu'inattendu.

Jamais, en effet, aucun des nombreux explorateurs français qui ont visité notre colonie du Congo, n'a signalé l'existence de cette variété, et on ne l'a pas rencontrée davantage au Cameron. On sait d'autre part que la forme typique de la Diane ne se trouve qu'à l'Ouest du Niger. Elle a été citée à Bassa sur la rive droite de ce fleuve, par environ 10° de latitude Nord, et à Accra par Fraser (1); l'explorateur Pel la dit rare près du littoral, mais très abondamment représentée dans les forêts de l'intérieur du pays des Achantis et de la Côte d'Or (2). Enfin, cette belle Guenon se propagerait vers l'Ouest jusqu'à Grand-Cape-Mount, près de la frontière occidentale de Libéria comme le prouvent de nombreuses dépouilles rapportées de cette localité par M. Büttikofer (3).

Devant ces témoignages nombreux et précis, on est en droit de se demander si la provenance du type du *C. diana ignitus* est absolument authentique. N'y aurait-il pas eu là quelque importation, ignorée de l'explorateur anglais, dont la bonne foi ne saurait être suspectée ?

Aussi, avant de considérer ce fait comme définitivement acquis, me paraît-il prudent d'attendre que de nouvelles recherches viennent préciser et confirmer cette indication assez vague et complètement isolée.

2° Sur la dualité spécifique et les principaux caractères différentiels des Colobus angolensis (4) (Sclat.) et Colobus palliatus (5) (Pet.).

Ces deux Colobes présentent entre eux de telles ressemblances, que la plupart des auteurs les ont considérés comme

(1) Schlegel, *Mus. des Pays-Bas* (Les Singes), p. 93, 1876.
(2) Temminck, *Esquiss. Zoolog.* (Côtes de Guinée), p. 30, 1853.
(3) Jentink, *Not. fr. Leyden Museum*, p. 12, vol. IX, 1888.
(4) Sclater, *Proc. Zoolog. Soc. London*, p. 245, 1860.
(5) Peters, *Monatsber. Acad. Berlin*, p. 637, 1868, et pl. IV, 1879.

constituant une espèce unique dont l'aire d'habitat s'étendrait depuis la côte de Zanzibar et la vallée du Pangani, *C. palliatus* (Pet.) jusque dans l'Angola, *C. angolensis* (Scl.), Telle est l'opinion émise en 1880 par M. Sclater (1), qui ne trouve comme différence entre ces deux types, qu'une plus grande extension de la teinte blanche sous la gorge du *C. palliatus*. Cette manière de voir est partagée par M. Barboza du Bocage (2) : « Sauf de bien légères différences, écrit « le savant portugais, les caractères du *C. palliatus* s'accor- « dent parfaitement avec ceux du *C. angolensis*, et l'exis- « tence de cette espèce dans les anciens États du Sultan de « Zanzibar nous semble un fait définitivement acquis à la « science. » Enfin dans le Catalogue publié récemment par M. Jentink (3), deux spécimens provenant de la côte de Zanzibar sont inscrits sous le nom de *C. angolensis*, et indiqués comme synonymes du *C. palliatus*.

Comme auteur admettant la distinction spécifique de ces deux Colobes, on ne peut citer que Schlegel (4) qui ne fait que reproduire textuellement les arguments, mal fondés du reste, invoqués primitivement par Peters; à savoir, que le *C. angolensis* se distingue du *C. palliatus*, en ce qu'il n'offre de blanc qu'aux épaules et à l'extrémité de la queue, le reste du pelage étant noir.

Après avoir examiné attentivement plusieurs spécimens de *C. palliatus* de la Côte de Zanzibar, de provenance authentique (5), et les avoir comparés à un magnifique exemplaire de *C. angolensis* capturé, il y a quelques années, par M. Thollon sur la rive gauche du Congo, en face de Brazza-

(1) Sclater, *Proc. Zool. Soc. London*, p. 68, 1880.

(2) Barboza du Bocage, *Jorn. Scienc. natur. Lisboa*, 2e sér., n° 1. Extrait, p. 9, 1889.

(3) Jentink, *Catal. Muséum des Pays-Bas*, t. XI, p. 7, 1892.

(4) Schlegel, *Muséum des Pays-Bas* (Singes), p. 24, 1876.

(5) Des quatre spécimens mis à ma disposition, l'un avait été envoyé de Bagamoyo au Muséum par les R. P. de la Mission du Saint-Esprit; deux autres viennent d'arriver récemment de l'Usambara, envoyés par M. Gierra; enfin le quatrième avait été fourni il y a quelques années au Muséum par M. Gerrard, de Londres, et venait de la côte de Zanzibar.

ville, j'ai été amené à conclure à la réelle indépendance spécifique de ces deux formes. Toutefois, leurs véritables caractères différentiels sont tout autres que ceux sur lesquels s'était basé Peters ; ils résident dans le mode de direction et de coloration des poils du front, et étaient ignorés du savant zoologiste allemand, qui n'avait pour guide que la description incomplète du *C. angolensis* type, donnée par M. Sclater d'après une peau plate mutilée de la face.

De son côté, Peters n'a donné aucune dimension pour les spécimens types de son *C. palliatus;* il existe, cependant, comme nous le verrons plus loin, entre cette espèce et le *C. angolensis*, de notables différences dans les proportions du corps et de la queue.

Ces lacunes importantes, que l'on constate dans chacune des deux descriptions premières, n'ont jamais été comblées ; comme, d'autre part, les spécimens de *C. angolensis* sont d'une extrême rareté dans les collections des Musées européens, il s'ensuit que les zoologistes n'ont pas pu juger en pleine connaissance de cause, et c'est à tort que, sans plus ample informé, la plupart ont admis l'identité des deux espèces.

1° *Colobus palliatus* (Pet.) (fig. 5).

La description de Peters, complétée par une figure publiée postérieurement, est bien explicite; je ne ferai que la reproduire ici, mais en soulignant quelques expressions, de manière à attirer l'attention sur certains détails qui, jusqu'ici, ont pu paraître négligeables et passer inaperçus, mais qui n'en constituent pas moins autant de caractères distinctifs de première importance :

« Ater ; FASCIA FRONTALI, temporibus, malis, gulâ, jubâ humerali caudæque apice albis ; regione genitali flavidâ.

« Les poils de la tête, plus courts que ceux du dos, SONT DIRIGÉS EN ARRIÈRE.

« Les poils des tempes, des joues et des épaules sont très allongés; la queue n'a pas de touffe terminale.

« Cette espèce est manifestement très proche alliée du *C. angolensis* (Scl.), mais celui-ci est complètement noir, à l'exception de la crinière des épaules et de l'extrémité de la queue. » (Peters, *Monatsber. Akad. Berlin*, p. 637. 1868.)

Fig. 5.

Pour compléter cette description, il importe d'ajouter ici les mesures que j'ai prises sur les spécimens adultes de la collection du Muséum :

DIMENSIONS EN MILLIMÈTRES	♀ *a*	♀ *b*	♂ *c*	♂ *d*
Longueur de la tête et du corps.....	630	590	610	680
Longueur de la queue.....	860	790	830	800 (incomplète)
Différence entre ces deux dimensions...	230	200	220	»

Ces mesures nous permettent donc d'établir que chez l'espèce *C. palliatus*, *la queue est toujours plus longue que la tête et le corps*, qu'elle dépasse d'environ vingt centimètres.

Fig. 6.

2° *Colobus angolensis* (Sclater) (fig. 6).

La peau plate, mutilée, de la face et des membres, qui a servi de type, était donc très imparfaite, mais, comme l'avait reconnu très justement M. Sclater, elle fournissait assez de caractères pour la création d'une nouvelle espèce que le savant zoologiste anglais avait décrite dans les termes suivants : « *Ater ; humerorum utrinque pilis elongatis, et caudæ apice albis.* »

Cette diagnose, fatalement incomplète, étant donnée la mutilation du sujet, demande d'autant plus à être reprise

qu'elle a été interprétée trop au pied de la lettre par Peters, et après lui par Schlegel, qui écrivait : « Le *C. angolensis* n'offre du blanc qu'aux épaules et à l'extrémité de la queue, toutes les autres parties étant noires. » Comme je l'ai indiqué plus haut, cette interprétation est complètement erronée et prouve qu'aucun de ces deux zoologistes n'avait eu l'occasion d'examiner une dépouille complète et bien intacte de *C. angolensis*. Chez cette espèce, en effet, tout comme chez le *C. palliatus*, les longs poils des joues, des tempes et des côtés du cou sont blancs, et forment de chaque côté de grands panaches qui, dirigés en arrière, viennent se confondre avec la crinière scapulo-humérale correspondante ; le menton et la gorge sont garnis de poils également blancs, et sous les callosités fessières, on retrouve encore une tache blanche assez peu étendue, mais pourtant bien visible. Sous tous ces rapports, il n'existe donc pas de différence bien appréciable entre les deux espèces ; mais là s'arrêtent les ressemblances. Chez le *C. angolensis*, en effet, il n'existe aucune trace de la bandelette transversale de poils blancs qui encadre le front chez le *C. palliatus* et se fusionne latéralement avec les panaches temporaux, comme le montre la figure publiée par Peters. D'autre part, les poils noirs du dessus de la tête offrent une disposition toute particulière ; ils ne sont pas tous dirigés en arrière comme c'est le cas pour le *C. palliatus*, mais s'échappent en rayonnant d'un tourbillon ou centre de dispersion placé au milieu du vertex, à égale distance des deux oreilles et des arcades sourcilières ; ceux qui se dirigent en avant, se prolongent au delà de la ligne orbitaire, et leurs extrémités simulent des sourcils rigides et horizontaux ; quant à ceux qui se dirigent latéralement, leur orientation est perpendiculaire à celle des panaches temporaux, qu'ils surplombent visiblement. Il y a là comme une calotte, qui, sauf la coloration, rappelle celle des Macaques dits *bonnets-chinois*, et plus particulièrement celle du *Macacus pileatus* (Shaw.). Cette particularité donne au *C. angolensis* une physionomie toute spéciale, bien différente de celle des

quatre spécimens de *C. palliatus* que j'ai eu l'occasion d'étudier. On sait que le mode d'orientation des poils du vertex n'est pas sans importance en zoologie systématique, et il peut être invoqué comme caractère différentiel pour les Colobes, au même titre que pour les Semnopithèques (1).

Enfin une dernière différence bien accentuée se remarque entre les deux espèces qui nous occupent, dans les dimensions relatives du corps et de la queue.

M. Sclater donne comme mesures du *C. angolensis* type, 24 pouces, soit 61 centimètres pour la longueur de la tête et du corps, et autant pour la queue. Le spécimen du Muséum de Paris compte 63 centimètres pour la tête et le corps, et 59 pour la queue. Ces mesures concordent avec celles du spécimen type et nous montrent que chez l'espèce *C. angolensis*, *la longueur de la queue égale à peine celle de la tête et du corps*. Si nous nous reportons aux mesures que j'ai données plus haut pour le *C. palliatus*, nous verrons qu'il existe un écart considérable dans les proportions respectives chez les deux espèces, et on pourra s'en convaincre plus aisément en examinant le tableau suivant où sont mis en parallèle un *C. palliatus* et un *C. angolensis* ayant mêmes mesures pour la tête et le corps.

MESURES EN MILLIMÈTRES	C. ANGOLENSIS	C. PALLIATUS
Longueur de la queue.....	590	860
— de la tête et du corps.....	630	630
Différence entre ces dimensions.....	— 40	+230
Différence de longueur pour les queues....	270mm	

(1) Voir à ce sujet, Schlegel, *Catalogue des Singes du Muséum des Pays-Bas*, 1876.

C'est donc pour deux animaux de même taille un écart de 27 centimètres, entre les longueurs respectives de la queue, ce qui doit inévitablement entraîner une différence notable soit dans les dimensions de chacune des vertèbres caudales, soit plutôt dans leur nombre.

Je n'ai malheureusement pu examiner qu'un seul spécimen de *C. angolensis*, mais cette pénurie de sujets d'étude se trouve largement compensée par le nombre plus que suffisant des représentants du type homologue *C. palliatus* que j'ai eus à ma disposition, lesquels m'ont présenté des caractères différentiels bien accusés, d'une investigation facile, d'une fixité remarquable, et tels, que je ne crois pas exagérer leur importance en les considérant comme réellement spécifiques. Je proposerai donc de modifier la diagnose de ces deux Colobes de la façon suivante qui résume en peu de mots les observations précédentes :

Colobus angolensis (Sclater).

Ater ; gulâ, genis, temporo-humerali jubâ, regione genitali, caudæque apice albis ; vittâ frontali albâ nullâ ; pilis in vertice nigris radiatim a vortice medio missis, planumque pileum simulantibus ; caudâ longitudinem corporis capitisque vix adæquante.

Colobus palliatus (Peters).

C. angolensi simillimus, sed, vittâ frontali albâ admodum conspicuâ ; pilis capitis omnibus retrorsum ductis ; caudâ longitudinem corporis capitisque multum superante.

Je joins à cette étude quelques dimensions prises sur les têtes osseuses de chacune des deux espèces.

MESURES DU CRANE EN MILLIMÈTRES	C. ANGOLENSIS ♂ vieux.	C. PALLIATUS ♂ adulte	C. PALLIATUS ♀ adulte.
Longueur maximum du crâne (en ligne droite, de la crête occipitale à l'extrémité des prémaxillaires)	110	100	103
Longueur curviligne du bord postérieur du trou occipital à l'extrémité des prémaxillaires	165	150	150
Longueur des os nasaux	14	12	13
Longueur du museau (du bord antérieur de l'orbite à l'extrémité des prémaxillaires)	34	29	28
Diamètre orbitaire vertical	20	22	24
— — transversal	22	25	25
Largeur maximum du crâne aux arcades zygomatiques	83	73	75
Largeur du crâne aux arcades orbitaires	68	64	62,5
Longueur de la face inférieure du crâne (du condyle occipital à l'extrémité des prémaxillaires)	90	86	86
Longueur totale de la voûte palatine	42	42	41
Largeur du palais à l'extérieur des dernières molaires	30	28	29
Largeur du palais à l'extérieur des deuxièmes molaires	35	32	33
Largeur du palais devant les canines	22	19	18
Longueur rectiligne de la mandibule, de la symphyse au condyle	80	71	75
Longueur rectiligne de la mandibule, de la symphyse au talon de la mandibule	73	65	66
Hauteur de la branche horizontale de la mandibule derrière la dernière molaire	22	23,5	23
Hauteur de l'apophyse coronoïde au-dessus du bord inférieur de la mandibule	43	45	47
Largeur maximum de la branche montante de la mandibule	30	24	25
Hauteur totale de la tête osseuse au-dessus de l'angle de la mandibule	84	81	78

D'après ces mesures, on peut se convaincre qu'il n'existe que de légères différences dans la forme et les dimensions des têtes osseuses pour les deux espèces; toutefois, ce tableau permet de reconnaître que chez le *C. angolensis*, le crâne est un peu plus long et plus élevé, et surtout plus large, que le museau est plus proéminent, que les orbites sont au contraire plus réduits tant en hauteur qu'en largeur. On peut également constater que la mandibule présente une forme assez différente pour les deux espèces, que

sa branche montante est plus large chez le *C. angolensis*, mais que chez le *C. palliatus* par contre, la mandibule l'emporte sur celle de son congénère, tant par la hauteur de la branche horizontale que par celle de l'apophyse coronoïde.

Étant donnée cette nouvelle interprétation, concluant à la dualité spécifique de nos deux Colobes, une dernière question reste à résoudre sur la limite de l'aire d'habitat que l'on doit assigner à chacun d'eux. La provenance bien authentique du spécimen de *C. angolensis* du Muséum de Paris nous permet d'affirmer la présence de cette espèce sur la rive gauche immédiate du Congo, non loin de son confluent avec le Kasaï. D'autre part, d'après les documents fournis par M. Barboza du Bocage (1), nous devons aussi admettre avec ce savant zoologiste, que le *C. angolensis* ne se rencontre pas dans le voisinage immédiat de la côte d'Angola, mais *qu'il doit se trouver vers le pays de Mouata-Yamvo*, dans ces immenses régions arrosées par le Kasaï et ses nombreux tributaires, *ou même plus loin à l'Est de ce pays*, dans le Haut Congo, l'Urua et le royaume de Kasongo. Ces suppositions de l'éminent directeur du Musée de Lisbonne, appuyées sur les renseignements fournis par les explorateurs Capello et Ivens, nous portent à croire qu'il faut probablement rapporter au type *C. angolensis*, le spécimen envoyé à Londres par l'explorateur Sharpe (2), du pays montagneux de Konde au Nord du lac Nyassa. L'aire d'habitat du *C. angolensis* s'étendrait donc vers l'Est jusque dans les régions de l'Urungu, Lobemba et Mambwe comprises entre les lacs Moero et Bangweolo, la pointe Sud du Tanganika et la pointe Nord du Nyassa.

Quant à l'espèce *C. palliatus*, elle serait plus étroitement localisée près de la côte orientale, en face de Zanzibar, dans les vallées du Ouami, du Pangani et de l'Umba, et s'étendrait peut-être vers le Nord jusqu'au Tana.

(1) Barboza du Bocage, *loc. cit.*

(2) Sclater, *Proc. Zool. Soc. London*, p. 97, 1892.

MÉMOIRE

SUR

L'ORGANISATION DE LA NERILLA ANTENNATA

O. SCHMIDT

Par SOPHIE PEREYASLAWZEWA.

Je saisis cette occasion pour exprimer ma profonde reconnaissance à la Société impériale des naturalistes de Moscou, qui a bien voulu me fournir les moyens de travailler sur une des deux tables que le gouvernement russe possède à la station zoologique de Naples. J'y suis restée une année entière pendant laquelle j'ai fait le présent travail, ainsi que d'autres travaux qui vont paraître l'un après l'autre.

AVANT-PROPOS.

J'ai trouvé la *Nerilla antennata* sur les parois du grand bassin dont était pourvue ma chambre d'étude à la station zoologique de Naples, où j'ai travaillé en 1893 et 1894. Dès le premier moment cette espèce — la plus petite de toutes les Annélides chétopodes connues et décrites jusqu'à présent — a attiré mon attention autant par sa petitesse extrême que par ses mouvements extraordinaires ; elle reste notamment sans bouger des heures entières sur les parois du grand bassin où je l'ai aperçue à l'aide de la loupe, puis elle rampe un peu et, brusquement, se détachant de sa place, elle se précipite avec une rapidité excessive vers la surface de l'eau où elle reste de nouveau complètement immobile

durant un laps de temps plus ou moins long. Il m'est arrivé plusieurs fois de voir un individu stationnant sur la même place de la paroi du bassin pendant trois heures, dans une immobilité absolue.

Il est rare de trouver parmi les Annélides chétopodes des espèces aussi délicates que la *Nerilla antennata*. Elle ne pouvait vivre que dans le grand bassin qui renfermait un mètre cube carré d'eau courante.

Mes nombreuses tentatives pour la faire vivre dans les cuvettes, dans les bocaux de divers volumes, n'aboutissaient à rien : au bout de quelques heures, ou d'une journée tout au plus — selon les dimensions du réservoir — la *Nerilla* périssait. C'était d'autant plus fâcheux que dans le grand bassin elle se multipliait constamment en déposant ses œufs au fond du bassin dans les nombreux débris des algues ; vu la petitesse de ces œufs, il était impossible de les retrouver dans la vase. Malgré l'inspection minutieuse des parois du bassin que je recommençais tous les jours durant deux mois, je n'y ai jamais trouvé d'œufs, insuccès dû à ce fait — connu beaucoup plus tard — que l'animal au moment de la ponte ne les colle point. Rien qu'une seule fois le hasard m'a favorisée et j'ai trouvé un œuf contenant un embryon à un stade de développement très avancé. C'était déjà une Annélide parfaitement formée; le lobe céphalique plutôt carré qu'arrondi n'était orné que d'un seul cirre frontal médian composé de deux articles. Quatre yeux disposés en trapèze occupaient la même place que chez l'adulte. De chaque côté de la tête, au niveau de la première paire d'yeux, un faisceau de cils très fins et très longs occupait un très petit enfoncement. C'était tout en fait d'organes céphaliques, et c'était bien peu en comparaison de la tête de l'animal adulte. Quant au reste du corps, les cinq segments dont il était formé se montraient peu développés; les cirres pédieux ne présentaient que trois articles; les soies étaient à peine développées et en nombre très restreint. L'acicule se faisait voir très petite. En général les

segments n'étaient que très peu développés. On ne remarquait pas non plus de traces de la ceinture de cils vibratiles qui orne chaque segment de l'animal adulte pendant la période de sa maturité. De petits cirres caudals aux articles très restreints étaient disposés sur les pointes extrêmes du dernier segment. Quant aux organes internes — l'œsophage, l'intestin, et les glandes qui sont disposées sur la ligne de jonction de ces deux organes — quoique petits de dimension, ils paraissaient toutefois parfaitement formés comme chez l'adulte (fig. 15). C'est dans cet état que la petite *Nerilla* quitte l'enveloppe de l'œuf. L'embryon ne parcourt donc point cette longue période de larve nageante si répandue chez les Annélides errantes.

Pour en finir, il faut dire que la coque de l'œuf avait une surface finement facettée, d'une couleur légèrement grisâtre, mais tout à fait transparente, ce qui permettait de voir tous les détails de l'organisation de l'embryon.

Une autre fois je trouvai une très jeune *Nerilla* qui cependant devait être un peu plus âgée que la précédente, puisqu'elle se distinguait par trois cirres frontaux et avait un segment de plus.

C'est tout ce que j'ai réussi à recueillir concernant le développement embryonnaire de cette espèce intéressante.

MÉTHODE DE CONFECTION DES COUPES.

Cette espèce est incolore et parfaitement transparente, ce qui facilite beaucoup l'étude de l'animal vivant. On reconnaît dès le premier examen tous les organes internes déjà décrits par les auteurs, aussi bien que ceux qui ont échappé à leur perspicacité. Mais cette étude préliminaire, bien loin de satisfaire l'observateur, lui inspire un désir d'autant plus vif d'avoir des coupes de l'animal que les organes nouveaux qui avaient échappé à l'observation des auteurs paraissent extraordinaires et exceptionnels.

Les premières liqueurs employées pour conserver cette

Annélide ont mis en évidence toutes les difficultés qu'il faudrait surmonter pour la confection des coupes.

Après de nombreux essais avec tous les liquides connus et recommandés pour les préparations des coupes de diverses Annélides, c'est le sublimé dissous dans l'alcool absolu qui, par son action sur les tissus, se montra préférable à tous les autres. Mais les difficultés ne se bornaient point à cela. En effet, pour avoir de bonnes coupes, il ne s'agissait pas seulement de conserver les tissus du corps, il fallait que ce petit corps lui-même se conservât dans une position absolument rectiligne, afin que les coupes transversales pussent être parfaitement symétriques.

Les premières tentatives de coupes pratiquées sur les exemplaires tordus ou courbés démontrèrent les désavantages de ces coupes. Les courbures du corps qui se produisaient sous l'action de l'agent fixateur déformaient la structure intime et la position normale des organes internes, produisant en outre quelquefois de petites ruptures dans les téguments. Ce dernier inconvénient était d'autant plus fâcheux qu'il s'agissait précisément de constater la présence d'une ouverture extérieure d'organes inconnus et très intéressants. Il fallait donc avoir des coupes de téguments conservés d'une manière irréprochable pour que l'ouverture normale, si elle existait — telle qu'on la voit sur les exemplaires vivants — ne pût être confondue, si petite qu'elle fût, avec une déchirure artificielle des téguments.

Et cependant la *Nerilla* se tordait dans tous les réactifs, malgré toutes les précautions imaginables. C'était une perte irréparable, parce que la quantité d'exemplaires qui vivaient dans mon aquarium était très restreinte et qu'on ne pouvait compter l'augmenter par la pêche faite dans la mer elle-même, en raison de la petitesse de cet animal et de l'absence complète de notions sur les endroits qu'il habite. Il était trouvé par hasard et apporté on ne sait quand ni comment.

Enfin, après maintes recherches infructueuses des agents

et des procédés convenables, les vapeurs d'acide osmique fournirent un fixateur très satisfaisant. On procède de la manière suivante : Une ou deux *Nerillas* sont placées dans une très petite goutte d'eau de mer sur le porte-objet ; on élargit cette goutte à l'aide d'un fil en platine pour qu'elle ne soit pas trop bombée, et promptement on renverse le porte-objet — la goutte d'eau avec les *Nerillas* se trouvant sur son côté inférieur — on la pose sur le goulot d'un flacon (naturellement ouvert) contenant la solution d'acide osmique à 1 p. 100, de manière que la goutte se trouve juste au-dessus de l'ouverture du goulot, et on observe les mouvements des animaux à travers la plaque. Ceci ne dure pas longtemps : après deux ou trois secondes on les voit se redresser dans une position bien rectiligne. Dès qu'on s'est aperçu de leur immobilité, on renverse de nouveau le porte-objet et — ayant préparé d'avance le flacon de sublimé dissous dans l'alcool absolu, un flacon d'alcool absolu pur et deux grands verres de montre — immédiatement on arrose les *Nerillas* avec la solution de sublimé, tenant la plaque au-dessus de l'un des verres de montre; puis après on verse bien vite (pour que les animaux n'aient pas le temps de sécher), de l'alcool absolu pur, tenant la plaque au-dessus de l'autre verre de montre resté propre, et on tâche de faire descendre les *Nerillas* dans ce dernier. Quelquefois les animaux ne descendent pas tout seuls, poussés par le courant de l'alcool ; dans ce cas on peut les faire descendre à l'aide du fil de platine, naturellement avec beaucoup de précaution. Pendant une heure on change deux ou trois fois le liquide en employant chaque fois de l'alcool de plus en plus faible jusqu'à 70°, et dans ce dernier on les laisse pendant cinq heures. Après ce traitement les Annélides peuvent être transportées dans un liquide colorant (le carmin boracique est préférable à tout autre).

Il est très nécessaire de prendre soin que la goutte d'eau, dans laquelle les animaux seront soumis à l'action des vapeurs de l'acide osmique, ne soit pas trop bombée, mais

bien aplatie, et voici pour quelle raison : la *Nérilla* aime beaucoup à rester étalée sur la surface de l'eau dans l'aquarium comme dans le cristallisoir ; elle en fait autant dans une goutte, et s'étale sur la surface de cette dernière, de sorte que le corps de l'animal suit naturellement la courbure de l'eau. Par conséquent, se redressant sous l'action des vapeurs de l'acide osmique dans la direction latérale, il restera courbé du côté ventral ou dorsal selon sa position. Cet inconvénient peut être évité si on se donne la peine de bien aplatir la goutte pour la rendre le moins bombée possible.

Toutes ces manipulations doivent s'opérer avec une rapidité extrême parce qu'il est urgent : 1° que les Annélides ne restent pas longtemps dans une quantité d'eau aussi petite, où les tissus délicats des organes internes seraient altérés ; 2° qu'après l'action des vapeurs d'acide osmique, qui ne doit pas durer au delà de la mort de l'animal, la solution de sublimé soit versée le plus vite possible; 3° que l'alcool pur vienne immédiatement après.

Pour ce qui concerne les manipulations qui viennent après la coloration — les plus grandes difficultés étant surmontées quand l'animal est fixé et coloré, elles ne demandent plus rien de particulier. — On peut choisir à son gré n'importe quelle méthode de confection et de fixation des coupes.

ASPECT GÉNÉRAL.

Nerilla antennata O. Schmidt (1).
Nerilla antennata Claparède (2).

Quoique découverte depuis 1848, époque à laquelle O. Schmidt la trouva pendant son séjour aux îles Färör et en donna la description au monde scientifique, cette espèce n'est guère connue des naturalistes à cause de sa

(1) O. Schmidt, *Neue Beiträge zur Naturger. der Würmer, gesam. auf einer Reise nach Färör*, 1848.

(2) Ed. Claparède, *Beobachtungen über Anatomie und Entwickgs. wirbellöser Thiere.*

rareté. Ainsi, après O. Schmidt, Claparède la rencontra sur les rivages de Saint-Vaast-la-Hougue et la décrivit dans *Beobachtungen über Anatomie und Entwickgs. wirbellöser Thiere* qui parut en 1863 : donc quinze ans après la première découverte.

En dehors de ces deux auteurs, personne à ma connaissance n'a rencontré cette espèce, ce qui prouve suffisamment sa rareté. Comme on le voit, elle n'était connue que dans des régions assez froides. Il était donc particulièrement intéressant de la trouver au bord de la Méditerranée.

Le lobe céphalique de la *Nerilla* (fig. 2) est tranché en ligne droite et les deux bords latéraux sont arrondis ; un peu plus loin du bord extérieur de la tête se trouvent trois antennes frontales qui, par leur longueur, dépassent quatre segments du corps de l'animal. Celle du milieu est toujours un peu plus longue que les deux latérales. Chacune s'amincit graduellement vers son extrémité libre, tandis que sa base, touchant la surface du lobe céphalique, s'amincit brusquement et enfonce son extrémité pointue dans une excavation des téguments du front de l'animal, pour s'y cacher complètement. Ces trois antennes sont articulées et tout le long de chacune d'elles court un mince canal central. L'examen de ce dernier nous démontre que l'articulation n'est que superficielle ; elle n'est point suivie d'un cloisonnement interne. Chaque articulation est pourvue de quelques poils immobiles. Un peu plus en arrière des deux antennes latérales est disposée la première paire d'yeux, assez grands et très brillants. Plus loin encore se trouve la seconde paire d'yeux, mais ceux-ci sont plus petits et plus rapprochés l'un de l'autre. Les positions respectives de ces quatre organes représentent les sommets d'un trapèze ; d'après ce qui se laisse constater sur l'animal vivant, ces yeux sont pourvus de cristallin, enfoncé dans un calice de pigment à la couleur indécise, au reflet métallique très vif. Il y a très peu d'espèces d'Annélides dont les yeux soient aussi brillants que ceux de la *Nerilla*.

De chaque côté de la tête (fig. 1 et 2, *ap*) se trouve un appendice légèrement élargi vers son bout libre et recouvert sur toute sa périphérie de poils immobiles. Les deux auteurs qui ont eu la chance d'étudier cet animal attribuent à ces appendices le rôle de branchies. Ici, de même que dans les antennes frontales, se laisse apercevoir un canal central. Immédiatement au-dessous de ces deux appendices se montre un petit tubercule recouvert de longs cils touffus et immobiles. Une ceinture transversale de cils vibratiles va d'un tubercule à l'autre et en même temps forme la limite du lobe céphalique et du segment buccal qui suit. Il ne faut point confondre le faisceau de cils qui recouvre le tubercule en question avec le petit faisceau qui se trouve à la base du pied de chaque segment. Ce dernier se distingue facilement du premier par la petitesse de ses cils et leurs vibrations constantes. Les protubérances du segment buccal avec la couche des cils longs et immobiles ont échappé aux observations des deux auteurs qui ne citent point ces particularités. Il y a cependant encore un trait qu'ils n'ont point remarqué et qui distingue le segment buccal de tous les autres : c'est l'aspect du cirre qui surmonte le pied de ce segment et qui, quoique plus court que les antennes frontales, possède tous les caractères de ces dernières ; on y remarque l'articulation superficielle, les poils, immobiles sur ces dernières, le canal central. Tout autrement constitués se présentent les cirres pédieux de tous les autres segments. Ils sont très fins, très courts, privés de tout semblant d'articulation, de poils ou de cils, ainsi que de canal central.

De chaque côté du cirre pédieux sort un faisceau de soies simples, fines et longues, peut-être quelque peu plus courtes que le cirre lui-même. Ces deux faisceaux de soies simples sont propres à tous les segments sans exception, à partir du segment buccal et jusqu'au dernier segment caudal qui, lui, est cependant privé de cirre pédieux. Le corps se termine par deux longs appendices caudals qui présen-

tent tous les traits caractéristiques offerts par les antennes frontales et les cirres pédieux de la première paire. En effet, ces sept appendices ne se distinguent que par leur position sur le corps de l'animal. Tous les appendices de la *Nerilla* sont très fragiles et souvent on ne voit que le petit bout de leur base.

La ligne médiane ventrale, depuis la base du pharynx jusqu'à la pointe extrême de la partie caudale du corps, est occupée par un petit enfoncement tapissé de cils vibratiles (fig. 1, *gt*). Quand on observe cette ligne sur un exemplaire vivant on est tenté de croire qu'en dessous des téguments il existe un vaisseau dont le contenu clair est animé d'un mouvement continuel. Cependant comme aucune des nombreuses coupes ne justifie cette idée inspirée d'un côté par l'aspect vague des exemplaires vivants, tandis que d'autre part il se peut bien que ce soit au mouvement des cils vibratiles, tapissant l'excavation médiane assez profonde, qu'il faille attribuer cet aspect vague d'un vaisseau sanguin, on n'ose donc point insister trop sur la présence réelle de ce dernier.

Il a été déjà dit que cette espèce est la plus petite de toutes les Annélides connues ; elle ne mesure que $0^{m},001$ de longueur sur $0^{m},0001$ de largeur. Bien proportionnée, parfaitement transparente, aux téguments incolores, pourvu d'yeux très brillants, elle a un aspect des plus élégants et des plus gracieux.

LES TÉGUMENTS.

Cette dénomination est peut-être trop luxueuse pour être appliquée à la peau de la *Nerilla*. En effet la couche épidermique qui forme les parois du corps de cette espèce n'est développée que de la manière la plus rudimentaire. On n'y distingue rien qu'une seule couche hypodermique constituée par une seule rangée de cellules larges et plates, au noyau rond et assez petit. Cette couche unie ne sécrète point de substance chitineuse pour la couvrir d'une cuticule qui la

protégerait contre le contact du milieu environnant comme c'est le cas pour la plupart des Annélides.

Il est intéressant de constater dans cette espèce l'absence complète de la musculature sous-cutanée. Une seule rangée de cellules de l'hypoderme présente donc tous les éléments histologiques des téguments de la *Nerilla*. Il est évident que ce terme « téguments » ne lui sied pas trop.

Les plaques musculaires dorsales s'appliquent directement aux cellules de ce mince hypoderme. Les plaques musculaires ventrales ne touchent directement l'hypoderme que par leurs bords latéraux, tandis que la partie médiane de chaque bande musculaire abdominale repose sur le tronc nerveux, s'insinue dans tout son trajet entre la plaque musculaire correspondante et l'hypoderme (fig. 21 et 22, *trn*). Les bandes musculaires dorsales se touchent sur la ligne médiane du dos, les deux bandes musculaires abdominales se comportent de même sur la face abdominale du corps. Les groupes des muscles fusiformes viennent s'appliquer de leur côté sur les parties de l'hypoderme restées libres entre les quatre bandes musculaires et les deux follicules pédieux de chaque segment du corps; il en résulte que le côté interne de l'hypoderme de la *Nerilla* est tout entier tapissé par la musculature de la cavité du corps. S'il présente, néanmoins, une certaine résistance il la doit non à la musculature sous-cutanée, qui fait défaut, mais à la musculature de la cavité du corps.

Évidemment sous ce rapport cette petite Annélide errante montre une organisation plus rudimentaire que celle qu'on rencontre chez les Vers, même les plus inférieurs.

LE SYSTÈME MUSCULAIRE ET LA CAVITÉ VISCÉRALE.

Ici encore on ne peut avoir recours à des préparations d'animaux entiers pour voir les plaques musculaires dans toute leur longueur. A travers les téguments transparents on aperçoit très bien les fibres musculaires, lisses, très longues, renfermant chacune un noyau oblong (fig. 1, *plmv*).

Les coupes transversales de la *Nerilla* nous apprennent que son système musculaire se compose de deux genres de muscles, dont l'aspect extérieur est distinct : 1° les fibres, lisses d'un bout à l'autre, plates, constituées par une substance parfaitement homogène et pourvues d'un noyau oblong. Sur les coupes elles ont l'aspect de filaments très fins. Ces fibres sont groupées en quatre plaques : deux dorsales et deux ventrales (fig. 12, *plmv* et *plmd*). Chacune des deux dernières est disposée immédiatement au-dessus du tronc nerveux correspondant de la chaîne nerveuse abdominale (fig. 12-16, *plmv*) ; 2° outre ces fibres musculaires lisses, on en aperçoit d'autres, d'un aspect différent, qu'on peut considérer aussi comme des fibres, mais fusiformes, au protoplasma ordinairement ponctué, surtout dans la partie élargie du fuseau; tandis que la partie effilée, quelquefois très longue, paraît être homogène. Le noyau de ces muscles se présente comme plus arrondi, et pour la plupart le bout élargi de ces fibres musculaires adhère aux parois internes de la cavité viscérale (fig. 22, *clm*), des deux côtés du parapode, ou aux follicules de ce dernier (fig. 22, *clm*, fig. 40, *rtm*). Les unes comme les autres, celles du côté droit comme celles du côté gauche, prennent deux directions : celles placées du côté ventral des parapodes se dirigent vers la ligne médiane abdominale pour se fixer juste en dessous de la gouttière ventrale ; celles placées du côté dorsal des parapodes vont s'insérer sur les plaques musculaires dorsales.

Les muscles de ce dernier genre, par leur position, semblent représenter les dissépiments des autres Annélides, mais cependant très peu développés, ne possédant point la puissance qui caractérise les dissépiments des Annélides errantes. On ne trouve point non plus de régularité dans la disposition et la quantité des fibres fusiformes constituant un dissépiment. En effet, on ne les voit pas dans chaque coupe.

A noter encore une paire de fibres musculaires qui, en divergeant, part de la ligne médiane ventrale de la cavité vis-

cérale, et se dirige vers les parois du tube digestif pour s'y insérer (fig. 41, *rtm*). Ces fibres lisses, disposées par paires, de distance en distance, tout le long de la paroi ventrale, constituent l'unique lien qui relie l'estomac et l'intestin aux parois de la cavité du corps. A la région du pharynx on peut également signaler quelques rétracteurs qui rattachent cet organe aux parois internes du corps ; toutefois ils sont peu nombreux.

En examinant de près la cavité viscérale de cette Annélide on est forcé de reconnaître l'absence complète du péritoine. Effectivement les coupes nombreuses nous démontrent que les parois du corps de la *Nerilla* sont constituées à l'extérieur d'une couche de cellules plates, larges, qui représentent la peau, et à l'intérieur de deux bandes musculaires longitudinales s'appliquant directement à la couche extérieure du côté du dos, et de deux autres bandes absolument pareilles aux deux premières et adhérant à la partie ventrale de la couche périphérique ou peau. Les quatre bandes musculaires étant trop étroites pour couvrir toute la surface interne de la peau, laisseraient à nu des espaces considérables des deux côtés de chaque parapode ; cependant, comme il vient d'être dit plus haut, ces espaces nus de la peau sont tout de même recouverts par les groupes de muscles fusiformes. Et c'est tout ce qu'on trouve en fait de tissus tapissant les parois du corps du côté de la cavité viscérale. Évidemment ces parois n'ont pour garniture interne que le tissu musculaire.

Cette cavité viscérale n'est occupée chez les femelles que par l'appareil digestif, et par les testicules chez le mâle. Elle ne se remplit jamais de liquide péri-viscéral baignant les organes qui s'y trouvent renfermés. Jamais on n'y trouve d'élément histologique libre de quelque genre que ce soit.

L'APPAREIL DIGESTIF.

On distingue facilement les six parties dont se compose

l'appareil digestif de la *Nerilla :* la bouche, le pharynx, les glandes œsophagiennes, l'estomac proprement dit, l'intestin et le rectum. Les glandes exceptées, toutes ces parties sont recouvertes intérieurement de cils vibratiles, dont les mouvements se laissent observer sur les exemplaires vivants.

La bouche est très spacieuse et mène au pharynx, constitué par des muscles lisses (fig. 1, *ph*) très puissants ; cependant, ce pharynx est dépourvu de toute armure. Très étroit au début, il s'élargit dans sa partie essentiellement musculaire, pour se rétrécir encore davantage au point de sa jonction avec l'estomac (fig. 2, *glph*). Cette portion du tube est formée d'un épithélium peu épais, recouvert à l'extérieur par une mince couche musculaire ; c'est cette partie mince du pharynx qui donne naissance aux deux glandes œsophagiennes, reposant sur le côté dorsal de la partie supérieure de l'estomac (fig. 2, *glph*). Ces glandes sont assez longues, comme le prouve la série des coupes où on les voit en section transversale (fig. 7, *glph*). Cet examen peut nous convaincre que leur structure diffère beaucoup de celle des tissus voisins et les fait ressortir avec une parfaite évidence. Mais leur aspect n'est pas toujours le même, sur les coupes de différents individus ; effectivement il dépend directement de l'état dans lequel la glande était surprise par le liquide fixateur. Quelques-unes des préparations nous la montrent comme une substance très compacte, fortement granulée, et ces granulations masquent complètement la constitution cellulaire de la masse. Il semble que ces coupes présentent la glande au moment du plus haut degré d'énergie de son fonctionnement. Sur d'autres préparations, ces glandes nous apparaissent comme cellulaires ; on distingue bien les noyaux, mais les contours des cellules ne sont jamais très nets. Le tout offre un caractère spongieux. Évidemment il faut envisager les granulations comme un produit de la glande, et les coupes qui nous présentent cette dernière dépourvue de granulations appartiennent à l'individu surpris par le fixateur après la décharge de ses glandes. Dans cet état, ces

dernières ne retiennent pas beaucoup de matière colorante; toutefois elles sont plus fortement colorées que les tissus environnants.

Après avoir donné naissance à ces deux glandes, le tube du pharynx vient aboutir à l'estomac. Cette dernière partie est certainement la plus large de tout l'appareil digestif. Elle occupe l'espace compris entre le second et le quatrième segment du corps, encombrant toute la cavité viscérale et touchant presque ses parois latérales. Quoique les parois de l'estomac à l'entrée de ce dernier soient d'une épaisseur moyenne et d'un teint légèrement jaunâtre, elles sont tout à fait transparentes, ce qui permet d'observer avec une facilité extrême, non seulement le mouvement continuel des cils vibratiles, mais encore les noyaux des cellules chez les animaux vivants. Au quatrième segment, nous remarquons qu'en même temps que la cavité de l'intestin se rétrécit, ses parois s'épaississent. Cette épaisseur augmente graduellement, atteint son maximum vers le cinquième segment au niveau des ovaires, à partir desquels elle commence à diminuer aussi graduellement.

La longueur de l'appareil digestif dépasse très peu celle du corps lui-même de la *Nerilla*. Ceci a pour résultat la position presque rectiligne de l'appareil dans la cavité du corps de cet animal. On remarque de suite l'absence presque complète des sinuosités qui caractérisent le trajet de l'appareil digestif de toutes les annélides errantes.

Sur les préparations de la *Nerilla*, conservées en entier, la couche tégumentaire est si transparente, qu'elle permet de distinguer, sans aucune difficulté, une couche de cellules grandes, plates, polygonales, qui recouvrent la surface de l'estomac et de l'intestin (fig. 2, *est*). Sur les coupes de la partie supérieure de l'estomac, cette couche paraît très mince, avec des noyaux très écartés (ce qui s'explique par les dimensions des cellules très aplaties) et se distinguant des parois confinant à l'estomac par une coloration plus intense (fig. 7, *glph*). Les parois de l'estomac dans la partie supérieure,

se présentent comme très épaisses, formées d'un épithélium aux cellules cylindriques, fortement serrées, renfermant des noyaux très petits. Cet aspect change quelque peu sur les coupes, qui ont traversé l'estomac à son milieu. Quoique la hauteur des cellules cylindriques ne paraisse point diminuée, elles sont plus larges, presque carrées (ce qui réduit leur nombre). Leurs noyaux, devenus plus gros, paraissent plus éloignés l'un de l'autre. Sur les coupes des 4e et 5e segments, on remarque beaucoup de changements dans l'aspect que présente l'épithélium intestinal, mais puisque ces particularités ont pour cause le développement des produits génitaux, ils seront expliqués dans le chapitre des organes de reproduction.

Les coupes de l'intestin nous démontrent que la structure de ces parois diffère très peu de celle des parois de l'estomac, leur cédant peut-être quelque peu en épaisseur. C'est la cavité qui est presque de moitié moins grande et qui, en descendant, diminue toujours, jusqu'à la soudure de l'intestin avec le rectum.

Quant à la structure intime de ce dernier, elle nous apparaît sous un tout autre aspect (fig. 52, *rt*). C'est une couche extérieure épaisse et formée de muscles puissants entourant l'épithélium interne, constituée par des cellules assez plates, aux noyaux très petits. Quoique sur la figure 52 ces cellules paraissent avoir une surface bombée, ce fait n'est dû qu'aux contractions fortes que la couche musculaire extérieure a subies sous l'influence du fixateur. Le rectum s'ouvre au dehors par un anus dorsal (fig. 2, *a*).

Toutes mes observations sur cette espèce intéressante me forcent à admettre qu'elle est herbivore. Je n'ai jamais trouvé dans l'intérieur de son intestin de traces de nourriture animale; toujours il y avait des restes de petites algues vertes et surtout des diatomées, qui recouvraient les parois du bassin d'une couche continue. Cette conclusion est, jusqu'à un certain point, justifiée par l'absence de l'armature dentaire du pharynx. Je dis : cette circonstance justifie à un certain

point, parce que, s'il n'y a pas d'Annélides carnassières dont le pharynx soit privé de quelque genre d'armature, il n'en est pas ainsi pour les autres vers. Toutes les Turbellariées carnassières sont munies d'un pharynx musculeux, sans traces d'une armature quelconque. On pourrait donc admettre qu'une Annélide édentée soit capable de se nourrir d'animaux par le même procédé qu'une Turbellariée carnassière. Mais comme le prouvent les restes des algues trouvées dans l'intestin, ce n'est point le cas de la *Nerilla*.

SYSTÈME NERVEUX.

1. *Le ganglion céphalique.* — Toutes les séries de coupes du lobe céphalique démontrent que le ganglion céphalique ou le cerveau est, au début, conique (fig. 5, *crn*); plus loin, on remarque que son volume augmente dans toutes les directions du plan et la section transversale le présente presque rond (fig. 4, *crv*). Quelques coupes plus loin, cet aspect change : l'augmentation de volume dans la direction latérale prévaut sur la direction dorso-ventrale (fig. 8, *crv*). Jusqu'ici sa structure se présentait comme formée de deux éléments : la partie centrale, essentiellement nerveuse, était constituée par la substance nerveuse se colorant très faiblement, et par une couche de cellules nerveuses disposées en deux rangées, fortement colorées, entourant la masse centrale de tous côtés (fig. 8, *crv*, *cln*). Quelques coupes plus loin encore s'accuse la tendance du ganglion à se séparer en deux troncs latéraux. Elle se manifeste tout d'abord par l'apparition, dans le centre du ganglion, de cellules nerveuses entourant une cavité. Les coupes suivantes montrent une excavation profonde dans le cerveau, qui présente maintenant deux masses latérales, séparées par une profonde échancrure dorso-ventrale. Bientôt après, ces deux masses ou ganglions s'amincissent fortement, formant les commissures œsophagiennes.

En fait de nerfs sensitifs, se détachant du ganglion cépha-

lique, il n'y a que les trois nerfs tactiles, qui passent dans les trois antennes et sont d'une longueur considérable en rapport avec la longueur de l'organe tactile lui-même.

Quant au nerf optique, il est presque nul, puisque l'organe visuel se trouve inséré dans la substance de la partie latérale du cerveau et que cette position réduit nécessairement la longueur du nerf optique. Ces cinq premiers nerfs (trois tactiles et deux optiques) se détachent du ganglion céphalique, avant les premières traces de la division de ce dernier en deux ganglions. Les deux nerfs acoustiques qui suivent prennent naissance après que les cellules nerveuses se sont manifestées dans le centre du ganglion céphalique, ce qui annonce sa division. Chacun de ces deux ganglions donne naissance au nerf acoustique avant de prendre l'aspect et la place des commissures œsophagiennes. Cependant il y a encore une paire de nerfs qui se détachent de ces deux ganglions, immédiatement après les nerfs acoustiques. Ce sont deux minces nerfs latéraux qui pénètrent chacun dans l'appendice latéral correspondant, dont la fonction est restée un mystère pour moi. Le rôle des branchies, que les auteurs ont bien voulu attribuer à ces appendices, ne semble pas être trop justifié par leur structure interne. En effet, ils sont privés des vaisseaux indispensables à des branchies, lesquelles paraissent faire défaut dans cet animal. En revanche, un nerf ramifié parcourt l'intérieur de cet appendice, lui donnant plutôt la nature d'un organe tactile que respiratoire.

Ce qu'il faut ajouter, par rapport à la structure du cerveau, et ce qu'on voit du reste sur toutes les coupes (fig. 8, *cln*), c'est que la couche des cellules nerveuses entourant le ganglion céphalique de la *Nerilla* n'est nulle part très épaisse. Rarement et sur peu d'étendue, cette couche se compose de plusieurs rangées de cellules superposées ; le plus souvent, on n'en compte que deux rangs. On s'aperçoit facilement que cette couche accompagne chaque nerf sensitif, que le cerveau détache et envoie vers tel ou tel organe des sens.

2. *Les antennes comme organes du tact.* — Les coupes transversales (fig. 4, *a*) nous montrent que les parois des antennes frontales, formant pour ainsi dire des tubes, sont constituées par une rangée de cellules cylindriques épithéliales aux noyaux très nets. Quant aux coupes longitudinales, elles nous expliquent, d'une façon tout à fait satisfaisante, la cause à laquelle est dû l'aspect articulaire des antennes (fig. 1, 2, 3, *a*); on voit que chaque articulation est formée par un enfoncement de deux cellules, si profond qu'on ne l'apprécie que d'après la position de ces dernières sur les coupes; tandis qu'à la surface c'est à peine s'il est marqué par une légère excavation.

En décrivant l'aspect extérieur des antennes tel qu'elles le laissent observer sur les animaux vivants nous avons pu constater qu'au niveau des téguments de la tête chaque appendice s'amincit brusquement pour enfoncer son petit bout pointu dans la cavité profonde des téguments (fig. 4 et 5, *a*). En examinant les premières coupes (fig. 4 et 5) du lobe céphalique on remarque qu'en effet chaque appendice s'enfonçant profondément dans les téguments devient de plus en plus mince aux dépens de l'épaisseur des cellules constituantes.

Quelques coupes plus loin dans la série (fig. 6, *a*) démontrent avec une évidence parfaite que toutes les trois antennes aboutissant au ganglion céphalique touchent directement non seulement à la couche cellulaire nerveuse, mais que cette dernière se rompt pour laisser passage à la masse nerveuse dans le canal central de l'antenne.

En effet, outre les cellules cylindriques qui se disposent en une seule rangée pour former le canal central on remarque sur les coupes transversales de ce canal que sa cavité n'est pas vide; il s'y trouve toujours présente quelque peu de substance spongieuse qui envoie des prolongements, on dirait amiboïdes, vers les cellules très petites adhérant çà et là aux cellules épithéliales du canal (fig. 4, *cln*). Les coupes longitudinales sont encore plus démonstratives sous ce rapport : on voit sur une plus grande

distance le canal central occupé par cette substance claire, spongieuse, accompagnée de temps en temps par des cellules dont l'aspect est tout à fait celui qui caractérise les cellules nerveuses (fig. 3, *cln*).

Cette substance spongieuse ne peut être autre chose que le nerf accompagné des cellules nerveuses qui, confinant aux cellules des parois du canal, le rendent propre à remplir la fonction tactile que les auteurs ont toujours attribuée aux antennes des annélides.

3. *Organe visuel.* — C'est à peine si l'on peut reconnaître sur les coupes cet organe si brillant dans l'animal vivant, qui attire de suite l'attention de l'observateur. Il est en effet fort peu distinct quand il se présente sur les coupes (fig. 13 et 14). Mais on ne peut point cependant se méprendre sur la nature de deux petites vésicules situées chacune immédiatement derrière l'antenne latérale correspondante; ces vésicules sont la première paire d'yeux. Chaque vésicule paraît être recouverte d'une membrane très fine, homogène, qui la protège du contact du milieu extérieur. La membrane présente la continuation directe de l'épithélium qui s'aplatit au point d'être méconnaissable (fig. 13 et 14).

La cavité de la vésicule n'est pas absolument pleine, encore moins vide (fig. 14, *ms*), puisqu'elle renferme toujours une masse homogène aux contours irrégulièrement découpés, attachée çà et là à ses parois internes. Elle paraît avoir été remplie, du vivant de l'animal, par une substance demi-liquide qui sous l'action des réactifs se serait coagulée et contractée, ce qui a dû la détacher des parois internes de la vésicule. Un calice formé de grains de pigment bien serrés, entoure cette vésicule et est lui-même entouré des cellules nerveuses confinant à la masse nerveuse des lobes du cerveau (fig. 14, *crp*, *stn*). Dans un point, situé juste au milieu du calice, la couche des cellules nerveuses s'interrompt et la masse nerveuse touche directement au fond du calice pigmentaire. Il est incontestable que la vésicule représente le cristallin (fig. 14, *crl*).

En ce qui concerne la seconde paire d'yeux, malgré tous les soins et l'emploi des plus forts grossissements, on ne la reconnaît point sur les coupes.

4. *Organe de l'ouïe.* — Les protubérances latérales, recouvertes de longs cils touffus et immobiles, qui étaient signalés comme occupant la limite entre le lobe céphalique et le segment buccal dans la *Nerilla*, ne présentent point un organe tout à fait nouveau chez les Annélides en général. Des protubérances parfaitement identiques chez plusieurs représentants des familles des Syllidiens, des Phyllodociens, des Staurocéphalidiens et autres, ont été décrites par différents auteurs sous les noms de : poche ciliaire, sac ciliaire, etc. Moi-même, j'ai eu nombre de fois l'occasion d'observer ces organes chez les divers représentants des familles précitées et c'est pour cette raison que, me basant sur mes études personnelles, je puis établir une certaine identité entre les protubérances en question chez toutes les Annélides qui les possèdent, la *Nerilla* y comprise. Si jusqu'à présent personne n'a songé à élucider et à préciser plus soigneusement la nature et la fonction de ces organes, ce n'est point par le manque de sagacité et d'attention que les auteurs ont apporté à l'étude de ces animaux, mais plutôt par la faute de la méthode employée.

On les étudiait à l'état vivant, méthode d'observation excellente et efficace quand il s'agit de saisir certaines affinités de l'organisation des annélides transparentes, affinités qui quelquefois ne se conservent point du tout ou d'une manière peu satisfaisante dans les préparations, mais qui laisse échapper cependant beaucoup d'autres particularités histologiques dont la présence et la vraie nature n'apparaissent que sur les coupes. Tel est le cas des protubérances qui font l'objet de ce chapitre.

Sur les animaux vivants ainsi que sur les préparations de la *Nerilla* entière, étalée de manière à présenter le dos à l'observateur, ces protubérances ne laissent voir qu'une organisation très peu compliquée et n'éveillant ni soupçons ni

doutes sur leur rôle et sur leur fonction. En effet, on voit bien la protubérance recouverte de cils touffus et très longs (fig. 1, *pr*, *st*) ; on remarque qu'une gouttière passe par-dessus cette protubérance (fig. 20) et que les bords de cette gouttière contiennent des corps oblongs, superposés en deux rangées, le tout ayant l'aspect d'un demi-cercle. On se rend compte que les deux gouttières latérales occupent juste les bords latéraux de la limite qui sépare le lobe céphalique du segment buccal. Les corps occupant le bord supérieur de la gouttière sont très visibles, tandis que ceux du bord opposé nous apparaissent d'une manière moins distincte, étant recouverts par le pli du segment buccal. Cependant on est bien éloigné de la supposition que la gouttière ait quelque importance pour la protubérance située en dessous et ce sont les coupes qui nous révèlent leur rapport mutuel.

En examinant les coupes du lobe céphalique, on en trouve une (fig. 10) qui de suite attire l'attention de l'observateur par ses particularités histologiques très singulières. Chacun de ses deux angles latéraux supérieurs nous fait voir plusieurs corps extraordinaires insérés entre les cellules hypodermiques et se distinguant de ces dernières par leur forme et leur couleur.

Parmi les cellules hypodermiques, bien rondes, ces corps ovales, dépassant de beaucoup le volume des cellules environnantes, ressortent d'une manière très nette grâce à la couleur verdâtre à reflet métallique qui les caractérise sur toutes les préparations. Ils sont superposés en deux rangées assez irrégulières (fig. 9, *crv*). Quelques-uns d'entre eux, les plus petits, sont séparés par de vraies cellules et nous apparaissent à l'intérieur des cellules mères qui, dans ce cas, n'ont conservé que très peu de protoplasma. Les plus gros de ces corps ne laissent plus voir aucune trace de protoplasma de la cellule mère, dont ils occupent la place. Les coupes suivantes nous montrent que les deux rangées de corps verdâtres sont interrompues, juste au milieu, par une excavation externe assez profonde. Cette excavation les di-

vise du côté externe, tandis qu'un corps ovale très grand (fig. 10, *gtac*, *ccr*), qui monte vers elle, divise ces mêmes rangées du côté interne. La face supérieure de ce grand corps ovale est recouverte de très petites cellules qui envoient des prolongements vers les corps verdâtres (fig. 10, *ccr*, *nac*). La face opposée touche à un nerf, entouré de cellules nerveuses. Les deux coupes suivantes nous font voir que ce corps ovale augmentant de volume s'approche de la tête de l'animal, et non seulement touche l'épiderme du bord latéral, mais en le poussant le force à faire une saillie externe dans laquelle on reconnaît de suite la protubérance qui nous occupe. L'hypoderme qui la recouvre est d'une minceur extrême. C'est à peine si on le distingue, guidé par les cils longs et touffus qui indiquent sa présence. De deux côtés de ce grand corps ovale on remarque deux groupes de corps verdâtres ; le premier semble être formé d'une substance homogène, assez solide, qui se laisse cependant couper sans difficulté en plusieurs tranches très minces. On les confondrait facilement avec les coupes du cristallin de quelques Annélides ou Turbellariés à grands yeux. Il se colore très légèrement par le carmin, absolument comme le cristallin visuel. A en juger d'après les coupes, il a la forme d'une corne dont le bout large est dirigé vers le bord latéral de la tête, tandis que le bout aminci — qui n'est cependant pas pointu — se recourbant, monte en dedans et en haut (vers le dos) et quelque peu en avant, vers le ganglion céphalique. Sur les coupes suivantes on ne voit plus rien de ce corps ovale, mais les deux rangées des corps verdâtres qui l'entouraient suivent encore pendant quelque temps et de deux côtés le trajet du pharynx.

Combinant les figures que nous donnent les préparations des animaux en entier avec celles des coupes, on saisit bien la forme de cet organe et les rapports de ses diverses parties. Évidemment les petits corps verdâtres entourent la plus grande partie du corps central qui a la forme d'une corne, et ne le découvrent qu'à l'endroit où il touche l'hypoderme,

recouvert de cils longs et immobiles. La gouttière et la protubérance dans la préparation de l'animal entier, correspondent sur les coupes à l'enfoncement externe, séparant les deux rangées de corps verdâtres et correspondent aussi au corps ovale recouvert de cils.

Il me semble que la connaissance de ces détails de la structure intime de l'organe facilite beaucoup la compréhension de son fonctionnement et de sa nature réelle. En effet, tous les mouvements, tous les chocs du milieu ambiant se communiquent par l'entremise des cils longs au corps central homogène, ayant la forme d'une corne, qui, à son tour, doit les transmettre au nerf adhérant à son bout effilé et quelque peu recourbé.

Quant aux petits corps durs et verdâtres entourant le corps central, ils semblent être destinés à renforcer les sons de toutes les vibrations parvenant au corps central et jouent, pour ainsi dire, le rôle de l'oreille externe. Il est évident que si le grand corps central n'était entouré que de tissus mous, la force des vibrations qu'il doit transmettre au nerf perdrait beaucoup en intensité. Les petits corps verdâtres étant durs, au lieu de diminuer la force des vibrations, l'accroissent par la résonance.

D'après les coupes, on a toutes les raisons de croire que ces petits corps verdâtres se développent par une simple transformation du protoplasma des cellules, qui probablement en sécrète la substance. Médiocre d'abord, la quantité de cette substance va en augmentant et finit par faire disparaître la cellule mère.

5. *La chaîne nerveuse ventrale.* — Les préparations de la *Nerilla* en entier — si la coloration en est bien extraite de manière à ne se laisser voir que dans les noyaux — offre un tableau très instructif pour l'étude de la chaîne ganglionnaire abdominale. Il va sans dire que l'animal doit être couché sur le dos pour présenter à l'observateur sa face ventrale (fig. 2).

On constate alors, qu'au niveau des pieds du segment bu-

cal apparaissent les deux commissures latérales œsophagiennes. Suivant le rétrécissement du pharynx, ces commissures se rapprochent beaucoup en-dessous (par rapport à l'animal) de l'œsophage, sans se rejoindre toutefois. Elles sont représentées par un trajet incolore bordé du côté de l'œsophage par un cordon mince de cellules peu serrées, tandis que de l'autre côté de ce trajet la bordure cellulaire est très large. Les cellules, qui constituent cette large bordure, sont très serrées, présentent une ligne très droite et très tranchée à côté du trajet clair et festonné qu'elles longent à l'extérieur.

Évidemment — et comme tout à l'heure les coupes nous le prouveront indubitablement — le trajet clair n'est formé que par la substance nerveuse elle-même, qui ne se colore presque point. Quant à la bordure cellulaire longeant de deux côtés le trajet, elle est formée des cellules nerveuses entourant ordinairement les nerfs.

A partir de l'œsophage, les deux commissures parcourent la surface ventrale de l'animal sous la forme de deux troncs minces de la chaîne abdominale, gardant toujours la distance qui les séparait au point de leur plus grand rapprochement au-dessous du pharynx.

Ainsi, tout le trajet du système nerveux ventral est constitué de la manière suivante : La ligne médiane ventrale de la *Nerilla* est occupée, comme nous le savons, par une excavation externe, tapissée de cils vibratiles. Des deux côtés ce petit canal est longé par un cordon de cellules peu serrées, formant deux ou trois rangées irrégulières (fig. 1, *gt*, *cor*, *trn*, *frg*). Ce cordon est la continuation directe de celui qui borde le côté interne des commissures œsophagiennes, comme il a été démontré plus haut. Vient ensuite, touchant le côté extérieur de chaque cordon, le tronc nerveux clair qui à son tour, du côté extérieur, est bordé par la large bande constituée par des cellules nerveuses très serrées (fig. 1, *frg*). Sur la ligne transversale du corps de l'animal, joignant les deux pieds de chaque segment, on remarque un léger renflement

qui ne s'accuse que sur la ligne externe de chacun des deux trajets nerveux (fig. 1). On dirait des rudiments de ganglions de la chaîne ventrale.

Il ne faut pas se donner beaucoup de peine pour remarquer que les cellules de la bordure extérieure des deux troncs nerveux ne constituent pas de bandes unies. Elles ont plutôt l'aspect de franges (fig. 1, *frg*) dont le côté touchant au trajet nerveux et correspondant au galon de la frange est formé par des groupes de cellules très serrées, par des groupes ressemblant à des nœuds du galon (fig. 1 *frg*). Chaque nœud envoie vers le bord latéral du corps de l'animal un filet de cellules, qui, diminuant en nombre, amincissent graduellement le filet qu'elles constituent (fig. 1, *fil*). Tandis que tous les nœuds du galon paraissent être de dimensions égales, il n'en est pas de même pour les filets. Notamment ceux d'entre ces filets qui vont vers le pied correspondant de l'animal, sont les plus longs (fig. 1 *fil*). Ceux qui viennent après diminuent en longueur jusqu'à la ligne médiane entre les deux segments (fig. 1, *fil'*). A partir de ce point la longueur des filets augmente pour atteindre son maximum au niveau du pied suivant et ainsi de suite dans chaque segment (fig. 1, *fil''*). A chaque nœud du galon de la frange correspond une rangée de cellules qui, allant d'une frange à l'autre, traverse ainsi les deux trajets nerveux dans la direction transversale (fig. 1, *flm*). Ces fines rangées transversales de cellules nerveuses donnent un singulier aspect aux trajets nerveux qu'elles coupent ainsi en parties, dont le nombre et le volume égalent ceux des nœuds correspondants du galon. Ces divisions des trajets nerveux ont l'air de petits ganglions serrés l'un contre l'autre (fig. 1). On pourrait facilement se méprendre sur cet aspect illusoire des ganglions de la chaîne ventrale. Cependant, sous tous les rapports, il y a plus de raisons d'envisager comme tels les légers renflements de chaque trajet nerveux qui s'accusent au niveau de chaque paire de pieds de l'animal et dont il était question plus haut (fig. 1, *gl*).

Quoique de peu de volume, le nombre et la position des ganglions correspondant au nombre et à la position des paires de pieds, ces renflements nerveux, par cela même, sont parfaitement conformes à la chaîne ganglionnaire abdominale, sinon des annélides en général, du moins de nombre de leurs représentants.

Sur toute la longueur de ces trajets, on ne voit nulle part trace de soudure ou de véritables commissures transversales de la chaîne. On serait tenté de supposer que les deux troncs nerveux de la chaîne sont complètement séparés tout le long de leur parcours. Mais, si l'on tient compte de minces filets cellulaires, allant transversalement d'une frange à l'autre, c'est-à-dire de la couche cellulaire nerveuse externe du trajet gauche à la couche identique du trajet droit, on serait forcé de convenir que ces minces filets cellulaires étant une contiuuation directe de la couche cellulaire nerveuse, doivent être de même nature. Comme telles, elles présentent des liens en forme d'anastomose très délicats entre les deux troncs de la chaîne ventrale. Leur quantité ne doit point étonner et encore moins empêcher de les envisager de cette manière et cela pour les raisons suivantes : par sa forme générale, la chaîne ventrale nerveuse de la *Nerilla* se rapproche beaucoup de la chaîne correspondante des annélides, chez lesquelles on trouve ces deux troncs complètement soudés dans toute leur longueur en même temps que leurs ganglions sont relativement peu renflés, ce qui est aussi le cas de la *Nerilla*. On peut donc envisager, et sans que cette conclusion puisse paraître trop forcée, la quantité d'anastomoses transversales entre les deux troncs nerveux de la *Nerilla*, comme le rudiment de la soudure complète chez d'autres représentants d'annélides errantes.

Les coupes transversales de la *Nerilla* n'enrichissent pas beaucoup l'étude de son système nerveux, qui vient d'être exposée d'après les données acquises par les observations sur des animaux vivants et sur des préparations d'individus entiers. Tout ce qu'on aperçoit sur ces coupes ne sert

qu'à constater de la manière la plus évidente les faits relatés plus haut. Ensuite, elles nous démontrent que les troncs sont constitués par une substance finement ponctuée, adhérant directement à l'hypoderme. Cette substance ne s'en détache nulle part durant tout son trajet abdominal chez la femelle, tandis que chez le mâle ce contact entre le tronc et l'hypoderme cesse au niveau des organes génitaux et en raison du développement de ces derniers.

L'étude du système nerveux de la *Nerilla* nous force tout d'abord à l'envisager comme très rudimentaire. Ce ne sont pourtant que les comparaisons inconscientes, qu'on fait avec le système nerveux des annélides connues, qui inspire cette idée tout à fait injuste. Ayant pris en considération les dimensions insignifiantes du corps de la *Nerilla* et la place que le système nerveux y occupe, on abandonne facilement cette idée.

ORGANES DE REPRODUCTION.

a. Appareil femelle. — Si on observe un individu femelle de la *Nerilla antennata*, on remarque, qu'au niveau du quatrième segment (en partant d'en bas), de chaque côté de l'appareil digestif, se trouve un ovaire en forme de cul-de-sac. Ces ovaires sont disposés de telle sorte que l'un d'eux est tourné vers la tête et l'autre vers la queue. A en juger d'après l'examen des individus vivants, chaque ovaire contient des œufs à divers stades de maturité. Ils y mûrissent donc à tour de rôle, mais cependant simultanément dans les deux ovaires, ce qui se reconnaît par l'aspect opaque et le grand volume de l'œuf unique presque mûr qu'on trouve dans chaque ovaire (fig. 1, *ovr*). L'ovaire est constitué par une membrane cellulaire assez épaisse, ayant l'air de former un sac clos attaché par des liens invisibles aux parois du tube digestif. La position des ovaires est constante et fixe chez tous les individus. On a donc toutes les raisons de supposer là de vrais ovaires indépendants, et bien que les sacs

paraissent être clos, il faut qu'ils aient quelque ouverture cachée pour donner passage aux œufs mûrs.

Les auteurs ont vu et décrit ces ovaires comme je viens de le faire. Claparède, en particulier, tout en identifiant ces ovaires de la *Nerilla* aux ovaires semblables qu'il avait décrit pour *S. armoricana*, prétend avoir vu dans la *Nerilla* deux oviductes qui descendaient jusqu'en bas et débouchaient près de l'anus, unissant ainsi les ovaires avec le milieu extérieur. L'examen des coupes nous montrera jusqu'à quel point cet auteur distingué a eu raison.

Mais avant de passer aux coupes, je veux parler d'autres organes bien remarquables, qu'on trouve en poursuivant cette étude des femelles vivantes de *Nerilla*. En dessous du follicule pédieux du quatrième segment (en partant d'en bas) on remarque une vésicule claire remplie de petits corps ronds, solides et immobiles si l'animal est très jeune, ou des corps filamenteux et mobiles, si l'animal est adulte. Cette vésicule est munie d'un canal étroit, qui se dirige droit vers l'extrémité caudale de la *Nerilla*, et se perd un peu avant d'atteindre le pied du segment suivant.

Si l'animal est adulte, on voit également dans le canal des corps filamenteux ou spermatozoïdes très mobiles. La figure n° 1 nous présente cet organe du côté gauche, parce que celui du côté droit est couvert par l'ovaire. Malgré tous mes efforts, je n'ai pu réussir à distinguer sur l'animal vivant ou conservé en entier l'ouverture externe du canal de cet organe énigmatique, et ce n'est que l'étude des coupes qui m'a prouvé — un peu tardivement — l'inutilité de ces tentatives, à cause de l'absence complète de cette ouverture.

Il est difficile d'identifier cet organe avec les organes — semblables au premier abord — décrits par Claparède comme organes segmentaires existant par paire dans plusieurs segments. Cet auteur ne nous dit pas si ces organes sont uniquement propres à la femelle, ou s'ils présentent un caractère commun pour les deux sexes. Outre cette cir-

constance empêchant déjà la comparaison de ces deux genres d'organes, il en est encore d'autres; celle de la configuration et celle du nombre, qui rendent cette comparaison impossible. Notamment l'auteur nous représente cet organe en forme d'une vésicule, munie d'un canal qui, en se contournant, monte pour déboucher dans le faisceau de cils vibratiles qu'on trouve à la base de chaque pied (fig. 1 et 2, *hp*). Donc, d'après l'auteur, la vésicule se trouve plus bas que son canal et le faisceau de cils vibratiles n'est autre que l'ouverture extérieure de ce canal.

Or la réalité n'est, sous aucun rapport, conforme à ces observations de l'éminent naturaliste : la vésicule n'est jamais plus bas que le canal qui, au lieu de monter, descend droit vers le segment suivant postérieur, laissant la vésicule au-dessus de lui. Le canal n'est jamais contourné, mais paraît toujours droit. Il ne se dirige pas vers la paroi latérale du corps de l'animal pour y déboucher. Son ouverture externe n'est point visible sur les individus vivants, parce qu'elle n'existe pas. Ni sur les vivants, ni sur les coupes, on ne distingue jamais plus d'une paire de ces organes. Ils ne caractérisent qu'un seul sexe, la femelle, et n'y figurent que dans un seul segment, le quatrième d'en bas. Il me semble que toutes ces données prouvent suffisamment que les organes segmentaires décrits par Claparède chez la *Nerilla* et ceux qui viennent d'être exposés ici ne sont point les mêmes. Il est bien vrai qu'en étudiant les individus vivants de la *Nerilla*, on remarque — chez les mâles, comme chez les femelles, — des vésicules remplies de grains très brillants, ayant l'air de granulations glandulaires, le tout présentant l'aspect d'une glande. On constate même la présence d'un canal, débouchant par une ouverture externe à travers la paroi latérale du corps de l'animal. Mais la présence et la disposition de ces glandes chez les différents individus de la *Nerilla* ne sont jamais constantes.

Je n'ai pas réussi à résoudre d'une manière précise la question de la nature de ces glandes, non pas à cause de

la difficulté que présente cette question elle-même, mais à cause de la quantité insuffisante d'animaux dont j'ai disposé. Je ne faisais jamais une étude préalable des animaux vivants destinés à la confection des coupes, de peur d'altérer par cet examen l'organisation intime de ces annélides extrêmement délicates. C'est pour cette raison que je ne puis être sûre que les petites glandes en question étaient présentes chez les individus conservés et employés pour les coupes, et l'examen le plus minutieux de ces dernières ne laisse rien apercevoir de ce qu'on pourrait envisager comme vestige de ces glandes. Il se présente donc deux suppositions : ou ces glandes ne se conservent pas par le procédé de confection employé pour les coupes de la *Nerilla;* ou ces organes ne sont pas constants — comme je l'ai remarqué déjà — et les individus confectionnés en étaient privés. Laquelle de ces deux hypothèses est la vraie — c'est ce qui reste à vérifier.

Cependant, rien n'est plus facile que l'étude de ces glandes sur les *Nerillas* vivantes et involontairement on tâche de pénétrer l'énigme de leur nature tout à fait particulière. Dans le chapitre sur les parasites de cette annélide, on démontrera la probabilité de rapports intimes existant entre les glandes qui nous occupent ici, et les parasites qui y seront décrits.

En examinant les dernières coupes transversales de deux pieds de chaque segment, nous trouvons toujours un amas de cellules d'origine musculaire en-dessous du follicule pédieux de chaque côté du corps. Dans les segments plus proches de la tête, ces amas ne présentent rien de régulier. Cependant plus on avance vers l'extrémité caudale de l'animal, plus ces amas se resserrent pour former un corps aux cellules volumineuses; dans les cinquième et sixième segments (partant d'en bas) ils prennent la forme d'un peloton (fig. 26 et 27, *am*), dont les cellules constituantes sont très serrées. Les contours de cette pelote deviennent très nets et les cellules dont elle est formée montrent une tendance visible à se disposer

de telle sorte que leur accumulation forme un petit sac plus ou moins rond. Enfin arrivant au quatrième segment (d'en bas) on n'y trouve plus de peloton cellulaire, il est remplacé ici par une vésicule considérable, puisqu'elle apparaît dans plusieurs coupes successives. Autant qu'on peut en juger d'après ces coupes, la vésicule offre la forme d'une poire, dont le pédicule correspond au canal de la vésicule. Cette dernière est formée d'une paroi à double contour, très distinct; son contenu est une masse finement granulée creusée au centre (fig. 1, *vs*, *cn*, fig. 28, *vs*, fig. 29 et 30, *vs*, *cn*). Des cellules musculaires fusiformes entourent cette dernière, adhérant les unes aux parois du corps, les autres à la couche périphérique cellulaire de l'intestin. Quelques coupes plus bas on voit le canal de cette vésicule. Effectivement le canal comme la vésicule forment le même organe, que nous avons eu occasion d'étudier sur les animaux vivants (fig. 1). Au début le canal est assez large, à parois très nettement délimitées, contenant de petits corps ou des grains très fins. On trouve les mêmes grains en dehors du canal, amassés autour de sa paroi externe en quantité assez considérable. Il n'est point difficile de s'apercevoir que les parties du corps de l'animal qui forment le siège de cette vésicule et son canal, sont visiblement bombées (fig. 29) relativement aux parties pareilles des segments précédents et de ceux qui suivent (fig. 24).

En outre, on constate sur les coupes (fig. 30, *enf*) qu'une rangée très régulière de cellules se présente comme continuation directe de la couche cellulaire hypodermique qui montre dans cet endroit un petit enfoncement du côté de la cavité du corps. Un peu plus bas dans la série des coupes nous voyons cet enfoncement considérablement agrandi, dont les deux extrémités se touchent, en lui donnant l'aspect d'un canal (fig. 31-33, *enf*). Dans les coupes suivantes, on le voit notablement enfoncé à l'intérieur du corps de l'animal et formant un appendice assez volumineux et conique. C'est dans cet appendice qu'entre et se perd le canal de la vésicule avant d'at-

teindre l'hypoderme du bout pointu de l'appendice pour y déboucher au dehors. L'ouverture n'existe pas et les produits de cet organe, — les spermatozoïdes — même au stade de la maturité complète, ne sont jamais projetés au dehors. Les granulations que nous avons vues siéger dans la vésicule et dans l'intérieur de son canal, remplissent également la cavité de l'appendice externe, contenant le canal (fig. 33, *ap*). Ainsi les granulations se trouvent en dedans de l'organe, comme en dehors de ses parois, les entourent pour ainsi dire (fig. 30, *spr*). Ces granulations ne sont autre chose que les spermatozoïdes aux divers stades de leur développement. L'étude de l'appareil mâle nous en donnera des preuves parfaitement évidentes.

On se voit donc forcé de constater ce fait intéressant que les spermatozoïdes se développent aussi chez les femelles dans des parties du corps bien limitées et correspondant exactement à la disposition des testicules chez le mâle des *Nerillas*, comme l'étude de ce dernier va nous le prouver. Il est à noter encore que ces spermatozoïdes se forment chez la femelle aux dépens de cellules fusiformes, dont la position et la forme ne diffèrent en rien des fibres musculaires fusiformes, décrites dans le chapitre du système musculaire (fig. 26 et 27, *am*).

Puisque le canal ne débouche point au dehors et qu'il n'y a aucune autre ouverture externe, il faut nécessairement admettre que ces spermatozoïdes sont destinés à s'atrophier là où ils se sont développés. Ce sont encore ces mêmes données qui anéantissent toute idée que ces spermatozoïdes aient pénétré dans le corps de la femelle après l'accouplement. Pour donner encore plus de valeur à ces données il est utile de se souvenir du fait relaté plus haut, qu'on peut suivre pas à pas le développement des spermatozoïdes chez la femelle de la *Nerilla* et qu'on y observe toutes les phases de leur formation.

Passant en revue la série des coupes d'une femelle de *Nerilla* on s'aperçoit qu'à partir d'un certain point du

corps la couche cellulaire qui enveloppe l'épithélium intestinal du côté de la cavité du corps devient plus épaisse d'un côté de l'intestin que de l'autre (fig. 21, *chin*). Mais ce n'est pas seulement la couche interne de la paroi intestinale qui s'épaissit, c'est aussi l'épithélium qui devient plus épais dans la même région, latéralement (fig. 21, *ep*). Envisageant attentivement cette coupe, on constate que ce phénomène a pour cause un accroissement du volume des cellules constituantes. Les dimensions des noyanx de ces cellules dépassent de beaucoup celles du côté opposé de l'intestin. Les limites de l'élément épithélial de l'intestin, si nettes et si précises dans la partie supérieure de celui-ci, de même que dans la coupe (fig. 21, *ept*), du côté où l'épaississement n'a pas eu lieu, paraissent très confuses et très indécises du côté épais. Il y a des coupes où ces limites sont tellement vagues, qu'on se demande si elles y existent réellement. Involontairement on est tenté de croire qu'on est en présence d'un fusionnement complet du protoplasma des cellules de l'intestin, un fusionnement qui précéderait la division des noyaux, destinés à former les œufs. Mais cette supposition s'évanouit bien vite après l'examen des coupes suivantes. Ces dernières prouvent suffisamment que les cellules de l'intestin, tout en gardant leur individualité, se multiplient par la division qui se produit immédiatement après la division du noyau. Il est impossible de ne pas se persuader que ces cellules prennent peu à peu l'aspect et le caractère qui les distinguent particulièrement des autres parties de l'épithélium intestinal (fig. 21-25). En effet, elles-mêmes, comme leurs noyaux, dépassent de beaucoup par leur volume celui des éléments des parties de l'épithélium intestinal, qui ont conservé l'épaisseur ordinaire (fig. 21, *ept*, fig. 27) ; dans le protoplasma de ces grandes cellules se développe une quantité considérable de granulations qui ne sont que très rares dans le protoplasma des éléments épithéliaux de l'intestin. Ceci a pour résultat la coloration plus intense des premières, en comparaison des dernières (fig. 23-26), qui paraissent toujours très claires sur les coupes; tan-

dis que le protoplasma des cellules épaisses devient en même temps de plus en plus compact, celui des cellules d'un volume ordinaire garde sa structure vacuolaire (fig. 27). En avançant toujours dans la série des coupes, on en trouve quelques-unes qui montrent ces grandes cellules comme sorties de la rangée de toutes celles qui constituent l'épithélium intestinal. Devenues indépendantes, ces cellules se sont logées entre la paroi épithéliale de l'intestin et son enveloppe cellulaire externe (fig. 23), qui par cela même se trouve écartée. On constate qu'une de ces cellules indépendantes grandit plus rapidement que les autres, qu'elle ne montre point de tendance à se multiplier par la division, tandis que ce phénomène se laisse observer fréquemment dans toutes les autres. Il est facile de reconnaître que ces cellules se sont affranchies de leurs liens avec l'épithélium intestinal pour former le contenu de l'ovaire, c'est-à-dire pour s'y multiplier d'abord, et ensuite se différencier conformément à la constitution des œufs. Et puisque nous remarquons que le développement d'un seul de ses œufs devance de beaucoup celui de tous les autres, nous y voyons la confirmation de ce fait mentionné plus haut, que les œufs mûrissent à tour de rôle dans l'ovaire.

Il est à signaler que, parallèlement à ce développement des cellules indépendantes ou des œufs, — nom qui leur sera désormais réservé, — se manifeste l'extension de la couche cellulaire qui enveloppe le groupe d'œufs de tous les côtés, les séparant ainsi de la cavité du corps, de même que de la paroi de l'intestin, tout en présentant la continuation directe de l'enveloppe cellulaire externe de ce dernier. L'extension de cette couche cellulaire marche pas à pas avec l'accroissement du volume des œufs et finit par présenter un sac qui tout d'abord pourrait être considéré comme parfaitement clos. Cependant quelques-unes des coupes nous prouvent que les parois cellulaires de ce sac ou de l'ovaire, puisqu'il le représente, ne se détachent jamais complètement, gardant toujours des liens intimes avec l'enveloppe cellulaire externe de l'in-

testin dont elles sont la continuation directe et ininterrompue (fig. 25). Il reste donc toujours une petite ouverture dans cet ovaire qui lui permet de communiquer directement avec l'épithélium intestinal ; — ce fait a une grande importance, comme nous allons le voir. Les deux ovaires latéraux d'une femelle de *Nerilla* se développent simultanément et d'une manière absolument identique ; par conséquent, tout ce qui vient d'être exposé par rapport à l'un d'eux s'applique aussi bien à l'autre.

Ici se présente une question intéressante : De quel aliment se nourrissent, pour se multiplier, croître et mûrir, les œufs dans ces ovaires, quand ces mêmes ovaires isolent les œufs de tous côtés ? Ils ne sont guère alimentés par l'afflux du sang, comme c'est le cas chez beaucoup d'autres Annélides, car les vaisseaux sanguins, de même que le sang, font défaut chez la *Nerilla*. L'alimentation par le liquide périviscéral ne peut non plus avoir lieu, car la présence de ce liquide n'a pu être constatée d'une manière satisfaisante, pas plus sur les animaux vivants que sur les coupes. Ainsi il ne reste donc aux ovaires qu'une seule source pour puiser le suc alimentaire, si nécessaire à leur croissance et au développement des œufs. Cette source est l'épithélium intestinal avec lequel les œufs de chaque ovaire restent en contact par l'entremise de la petite ouverture de l'ovaire (fig. 25). C'est ce phénomène qui nous explique ce fait étrange, que les cellules épithéliales de l'intestin les plus rapprochées de l'ouverture de l'ovaire restent toujours beaucoup plus volumineuses que toutes les autres. Et cependant ici ce phénomène ne peut plus trouver son explication dans la nécessité de fournir les cellules ovulaires elles-mêmes. Toutes les séries de coupes prouvent incontestablement qu'après que les premières cellules se sont séparées de l'épithélium intestinal, elles se multiplient par une division très active, et non point par la migration d'autres cellules de l'épithélium intestinal.

Effectivement, si malgré ces données les cellules de l'intestin adhérentes à l'ouverture des ovaires restent quand

même considérablement volumineuses, cependant — avec des noyaux de dimensions ordinaires, — c'est que ces cellules sont chargées de fournir le suc alimentaire accumulé dans leur protoplasma, aux cellules ovulaires renfermées dans les ovaires. C'est l'unique source du développement de ces derniers, et cette circonstance rend l'ouverture de l'ovaire très importante.

Une autre cause vient augmenter encore cette importance. Puisque cette ouverture est unique, et qu'elle aboutit à la paroi épithéliale de l'intestin, on se trouve embarrassé pour comprendre de quelle manière les œufs mûrs sont projetés au dehors. S'ils ne mûrissaient à tour de rôle, on pourrait admettre que dès que tous les œufs des deux ovaires sont mûrs, l'animal meurt pour donner naissance à sa progéniture, qui s'échappe alors à travers les tissus décomposés. Mais les œufs se développant simultanément un par un dans chaque ovaire, cela exclut indubitablement l'idée qui précède.

Claparède parle d'une manière tout à fait positive de deux fourreaux latéraux qui, tout en offrant un genre d'oviducte descendant des ovaires jusqu'à l'anus, débouchent des deux côtés de ce dernier. Ni sur les animaux vivants, ni sur les coupes je n'ai trouvé trace de quelque fourreau spécial. Cependant, d'une façon ou de l'autre, les œufs doivent être projetés au dehors et pour trouver la voie qu'ils suivent dans ce cas, il ne reste qu'à admettre une hypothèse basée sur les données fournies par les coupes. Non seulement elle explique la façon dont la *Nerilla* dépose ses œufs au dehors, mais aussi ce que Claparède a bien pu prendre pour des fourreaux spéciaux.

Des deux côtés de l'intestin et rien que dans sa partie comprise entre l'ovaire et le rectum, la couche cellulaire enveloppant l'épithélium intestinal du côté externe n'y adhère point intimement, tout au contraire elle paraît s'écarter, laissant un espace vide latéral qui la sépare de la paroi intestinale tout le long du trajet et jusqu'au bout caudal du corps de l'animal. Arrivée au rectum, cette enveloppe intestinale

semble former des canaux très courts, qui de deux côtés de l'anus débouchent au dehors. Devenu mûr, l'œuf sorti par l'ouverture de l'ovaire se glisse facilement tout le long de l'intestin, se frayant passage dans l'espace vide entre l'épithélium intestinal et son enveloppe cellulaire externe, et de cette manière est expulsé au dehors.

Effectivement, ayant eu la chance d'observer ce procédé d'expulsion des œufs mûrs chez la *Nerilla*, Claparède avait toutes les sortes de raisons d'y voir des fourreaux, espèce d'oviductes spéciaux.

b. *Appareil mâle.* — En examinant un mâle de la *Nerilla* sous un grossissement moyen, on s'aperçoit tout d'abord que chez lui de même que chez la femelle, à partir d'un certain segment du corps — notamment le cinquième d'en bas — les parois de l'intestin s'épaississent visiblement et que les cellules constituantes prennent des dimensions qui permettent à l'observateur de distinguer leurs noyaux, même sur les animaux vivants. Cet épaississement descend jusqu'au troisième segment (toujours d'en bas). Le cinquième et le quatrième segment se distinguent de tous les autres par le développement de petites glandes rondes, une au-dessous de chaque parapode. Dans le troisième et le second segment d'en bas, ces glandes se montrent si développées qu'elles embrassent toute la région ventrale comprise entre les segments indiqués et se rencontrent sur la ligne médiane de cette région où elles se soudent. Cependant cette soudure de quatre glandes (deux latérales dans chaque segment) appartenant à deux segments n'est pas complète. Juste sur la ligne médiane longitudinale du corps et presque sur la ligne médiane transversale entre le troisième et le second segment (d'en bas), on voit une ouverture ayant la forme d'une fente longitudinale, conduisant dans un canal suffisamment profond, creusé dans le corps des quatre glandes soudées. Les cils vibratiles tapissent les parois internes de ce canal aussi bien que son ouverture externe. Enfin, dans le premier segment d'en bas se laissent voir deux glandes

de même nature (toujours situées une par une au-dessous de chaque pied de l'animal), mais leur volume est de beaucoup inférieur à celui des glandes soudées.

A l'œil nu, ces glandes paraissent d'un blanc éclatant, opaque, et c'est cet aspect qui permet de reconnaître le mâle sans avoir recours à la loupe ou au microscope.

L'effet que produit la découverte de ces glandes chez une Annélide est bien singulier. Évidemment elles ne peuvent être autre chose que les testicules qui, ainsi que les ovaires chez la femelle de la *Nerilla*, sont bien délimités et présentent de véritables glandes testiculaires — organes bien rares chez les Annélides. Quant au canal et à son ouverture externe, il doit être indubitablement le canal éjaculateur avec orifice externe, par lequel les spermatozoïdes s'échappent au dehors. C'est encore un organe tout à fait exceptionnel pour une Annélide, qu'un canal éjaculateur impair avec ouverture sexuelle, situé sur la ligne médiane ventrale du bas du corps de l'animal.

On distingue tous ces détails avec une précision tout à fait satisfaisante sur les animaux vivants, et on ne s'explique pas bien les causes qui ont empêché les auteurs de les remarquer. Claparède, en parlant du mâle de la *Nerilla*, ne lui consacre que deux lignes, n'ayant rien trouvé de particulier dans son organisation. Il ajoute que les spermatozoïdes fourmillent dans la cavité du corps de cette espèce absolument de la même manière que chez les autres Annélides.

Bien que la transparence des téguments de l'animal permette de se rendre compte de la forme, de la nature et de la fonction de ces organes, on ne se sent pourtant pas satisfait de cette étude faite sur l'animal vivant, et on se hâte de faire les coupes pour trouver des preuves incontestables de tout ce qui vient d'être relaté. Les coupes, tout en justifiant les données acquises par l'observation des animaux vivants, fournissent encore nombre de particularités qu'on ne s'attendait point à rencontrer dans l'organisation de cette espèce.

Comparant certaines coupes du mâle de la *Nerilla* aux coupes correspondantes de la femelle, et précisément celles qui embrassent le siège du développement des ovaires, on s'étonne de remarquer chez le mâle le même phénomène de la formation des cellules ovoïdes par les éléments de l'épithélium intestinal (fig. 36-44, *ep*), qui a été constaté et décrit pour la femelle. Rien de plus naturel que de se demander si la *Nerilla* n'est pas hermaphrodite, — cette question se présentant comme résultat inévitable de la constatation de ces faits.

Cependant on s'aperçoit bien vite, après l'examen de toute la série des coupes, que les prétendues cellules ovoïdes montrent une tendance à une division très active en une multitude de très petites cellules (fig. 37-41, *cld*, *gr*) qui doivent se transformer en spermatozoïdes. Il y a cependant encore une différence à signaler qui se laisse voir sur toutes les séries de coupes des mâles de la *Nerilla*, et qui peut être envisagée comme un caractère très constant, distinguant la formation des œufs de celle des spermatozoïdes ; les cellules qui servent au développement des premiers ne se détachent que des parties latérales de l'intestin, et c'est dans ces parties que se produit l'accroissement de volume des cellules constituantes antérieurement à leur migration en dehors de la couche épithéliale du tube digestif ; au contraire, chez le mâle, c'est toujours la partie dorsale de l'épithélium intestinal qui s'épaissit et divise ainsi l'intestin en deux demi-cercles, l'un dorsal très épais et l'autre ventral mince, ne différant presque pas de la couche cellulaire prise dans la partie supérieure de l'estomac (fig. 36, 37). Ici, de même que chez la femelle, la partie du tube digestif qui contribue à la formation des spermatozoïdes est bien limitée non seulement en largeur, mais aussi en longueur. Dans cette dernière direction on arrive à une certaine limite (quatrième segment d'en bas), à partir de laquelle — et jusqu'au rectum — les parois de l'intestin prennent l'aspect du tube digestif remplissant son rôle ordinaire. Ainsi quoique chez le mâle l'épithélium intestinal prenne part à la formation des spermato-

zoïdes, quoique ce phénomène, ici de même que chez la femelle, soit précédé par l'accroissement notable des cellules constituantes, ceci n'a lieu que du côté dorsal de l'estomac; cet accroissement s'accuse bien haut, les cellules devenues libres siègent entre la couche épithéliale du tube digestif et son enveloppe cellulaire externe — tout comme chez la femelle pour former les ovaires — mais cette couche ne les enveloppe que du côté de la cavité du corps (fig. 38-42), tandis que du côté opposé ces cellules indépendantes adhèrent d'une manière plus intime à la partie de la couche épithéliale de l'intestin qui leur a donné naissance. Les séries de coupes (fig. 36-43) nous prouvent avec toute évidence que ces grandes cellules d'origine intestinale ayant leur siège entre la couche épithéliale du tube digestif et son enveloppe cellulaire externe, se transforment par le procédé de la division énergique et multiple en spermatozoïdes. On distingue facilement toutes les phases de cette transformation, et il suffit de jeter un coup d'œil sur les coupes pour s'en convaincre (fig. 37, *cld*, *gr*, *gr'*).

Si intéressant que puisse être le phénomène que nous montrent les coupes de la région moyenne du tube digestif, il est bien loin de nous surprendre, ainsi que l'a fait l'aspect tout à fait exceptionnel des coupes du quatrième et du troisième segment (d'en bas) du mâle. Rappelons que c'est précisément dans ces segments que s'opère le développement des testicules, du canal éjaculateur et de son ouverture externe.

Ayant étudié attentivement ces coupes du mâle de la *Nerilla*, embrassant la région du développement de ces organes particuliers, on arrive à une conclusion qui explique l'origine de ces organes de la manière la plus simple et la plus naturelle. Pour la voir vraiment telle, il faut encore une fois avoir recours à la comparaison minutieuse des coupes de ces organes du mâle avec les coupes du même quatrième segment d'en bas chez la femelle.

Il faudrait peut-être commencer par la description de ce qu'on voit sur les coupes de ces segments chez le mâle,

et puis après, passer à la comparaison avec ce qui a été décrit pour la femelle. Mais ceci nous amènerait à des répétitions inutiles. Il est donc préférable d'entamer de suite la description comparative.

Le premier coup d'œil jeté sur les coupes de la femelle, nous montre l'organisation de ces organes curieux et rudimentaires que nous avons décrits comme une vésicule avec un canal se frayant passage dans un appendice cutané externe, n'ayant aucune ouverture extérieure. Ensuite jetant un autre coup d'œil sur les coupes des parties correspondantes du corps du mâle, on est frappé d'y voir une certaine analogie. Effectivement la vésicule avec son canal représentant l'organe mâle chez la femelle — puisqu'elle renferme des spermatozoïdes qui s'y développent — reste chez cette dernière dans un état absolument rudimentaire, tandis qu'elle atteint chez le mâle un développement considérable, qui tout d'abord masque son origine par des modifications considérables dans la structure intime de l'organe. La petite vésicule de la femelle avec son canal, offrait trop peu d'espace pour ces testicules énormes chez le mâle et naturellement cet organe de la femelle devait se transformer en glandes, en lobes nombreux (fig. 42-44, *glmb*), débouchant par plusieurs canaux réunis (fig. 42-44, *cnsp*).

Les deux appendices latéraux, qui logent cet organe chez la femelle, se retrouvent bien chez le mâle, mais incomparablement plus grands et très modifiés (fig. 17, 43-49). Le mode de leur formation doit, selon toute apparence, être absolument le même. Ce sont toujours là les canaux réunis du testicule qui poussent l'hypoderme sur un point un peu plus rapproché de la ligne médiane du corps du mâle que de celle du corps de la femelle; ce sont toujours ces canaux réunis analogues au tout petit canal de la femelle, qui forcent l'hypoderme à faire une énorme saillie externe en forme de corne recourbée, du côté ventral du corps de l'animal. Les glandes latérales (fig. 43, *glmb*) ou des testicules croissant toujours, contribuent de leur côté par leur

volume énorme à pousser cette partie de l'hypoderme. Elles s'avancent et se recourbent de plus en plus vers la ligne médiane abdominale de l'animal où ces deux appendices atteignent enfin des dimensions qui les forcent à se toucher par leurs pointes extrêmes. Ces deux sommets, présentant le point de la plus forte croissance des canaux réunis des testicules, se soudent, laissant dans l'intérieur un canal formé par des excavations internes de ces appendices en forme de corne (fig. 44, *cnj*). Au commencement, ce canal longitudinal correspond à l'axe longitudinal du corps de l'animal et reste ouvert en haut comme en bas. Mais les deux glandes latérales du segment supérieur, grandissant, poussent par cela même l'hypoderme au-dessus de l'ouverture supérieure de ce canal nouvellement formé, et le forcent à faire une saillie qui, par sa pression considérable, bouche complètement le canal d'en haut. En outre, cette pression a pour résultat l'enfoncement de la partie supérieure du canal éjaculateur, vers l'intérieur du corps de l'animal, ce qui change sa position relativement à l'axe longitudinal du corps. Il était parfaitement parallèle à cet axe; maintenant, il est devenu oblique et ouvert seulement vers l'extrémité caudale (fig. 17, *ouv*).

Quant à la soudure, elle est complète au point de cacher toute trace de son existence antérieure, et ceci se produit de la façon la plus naturelle et la plus simple. Chaque testicule occupe l'espace entre l'intestin et le parapode. Il offre l'aspect d'une glande multilobée, dont les bouts larges et arrondis vont jusqu'à la plaque musculaire correspondante, tandis que les bouts opposés et effilés se réunissent en plusieurs canaux — leur nombre est toutefois moindre que celui des lobes de la glande — qui se dirigent vers le canal éjaculateur. A quelque distance de ce dernier, les canaux prennent deux directions : les uns descendent en dessous du canal éjaculateur, frôlant sa paroi interne, et le tronc nerveux qui y adhère. Ils percent cette paroi dans la ligne occupée par la gouttière médiane abdominale du corps de

l'animal, et ouvrent ainsi aux spermatozoïdes le passage dans le canal éjaculateur et de là au dehors (fig. 43-45, *ts*, *enj*, *ensp*). Les autres canaux montent par-dessus le canal éjaculateur, se rencontrent avec les canaux pareils venant du côté opposé, percent les parois minces de l'hypoderme qui les séparent et se soudent (fig. 43-49, *sd*) pour ne faire qu'un tout, de sorte que les traces de cette soudure disparaissent complètement. Ainsi se développe chez le mâle de la *Nerilla* cet organe curieux et tout à fait particulier dont les vestiges rudimentaires se sont conservés chez la femelle.

Quant à la structure intime de ces glandes multilobées ou des testicules, elle semble formée par une membrane très fine, homogène, remplie de granulations, présentant une masse très compacte, se colorant dans les préparations d'une manière très intense. Dans toutes les glandes, de même que dans toutes leurs parties, cette structure reste identique. Cependant elle n'est point stable et change d'aspect au moment de la maturité de ces granulations qui se transforment en spermatozoïdes. Il y a toutes sortes de raisons de croire que ces glandes ont encore un troisième aspect, qui doit être la première phase, phase cellulaire, que je ne suis pas parvenue à observer, n'ayant pas de mâles très jeunes. Les granulations qui les remplissent ne diffèrent en rien des granulations qui se développent autour et dans la vésicule spermatique chez la femelle. Et puisque ce dernier organe tout entier, et avec les granulations qui l'entourent, trouve son origine dans les pelotons formés par des cellules d'abord libres et fusiformes, il n'y a donc point de motifs de supposer une autre provenance à des organes absolument analogues chez le mâle.

Il reste à noter que ces granulations des testicules sont de même aspect que les granulations du même stade qui se produisent aux dépens des cellules intestinales et dans l'espace qui sépare l'épithélium du tube digestif de son enveloppe cellulaire externe (fig. 37, *rg'*). Malgré une origine différente — et probablement au début d'aspect aussi

différent, du moins en ce qui concerne le volume des cellules — ces deux formations à partir d'une certaine phase du développement ne se distinguent point du tout, et les uns comme les autres, se transforment en spermatozoïdes.

Ainsi la *Nerilla* offre un exemple vraiment curieux et intéressant de la formation des spermatozoïdes par deux sources : 1° par l'épithélium intestinal ; 2° par les cellules libres fusiformes de la cavité du corps.

Il me reste à mentionner encore un fait curieux, qui est le résultat immédiat de la manière dont se développe l'organe sexuel mâle. C'est le déplacement de l'hypoderme relativement au système nerveux. Effectivement nous avons vu que les canaux des testicules se frôlant, s'insinuant entre les deux troncs nerveux abdominaux et l'hypoderme auquel ils adhéraient, les séparent complètement l'un de l'autre et qu'alors toute la surface ventrale comprise entre le troisième et le second segment du corps de l'animal s'est modifiée notablement, modifiant en même temps la position des troncs nerveux vis-à-vis de l'hypoderme dans toute cette région (fig. 44-51, *trn*). Les troncs nerveux dans cette partie de leur trajet se trouvent refoulés à une profondeur considérable par rapport à l'hypoderme ventral (fig. 42-51, *trn*). Pourtant ceci ne change en rien la position de ces mêmes parties du trajet des troncs nerveux relativement aux bandes musculaires abdominales qui les confinent du côté de la cavité du corps. De même la position des troncs nerveux (dans ces parties de leur trajet), aussi bien que celle des bandes musculaires abdominales correspondantes au tube digestif, n'est point changée (fig. 42-51, *plmo*). Ces bandes musculaires ne sont donc pas réellement refoulées, mais elles semblent l'être parce que la base ventrale que produit le développement de l'organe mâle se place juste au-dessus.

LES PARASITES DE LA NERILLA.

Bien souvent on rencontre des spécimens de cette espèce

dont le corps est attaqué par un parasite de nature incontestablement végétale. C'est une cellule parfaitement sphérique, peu volumineuse, ayant une membrane de cellulose. Son protoplasme forme une mince couche adhérente sur tous les points à cette membrane de cellulose, laissant au centre de la sphère un espace vide, relativement assez grand, qui a l'air d'une vacuole. Rien que sur un seul point la couche protoplasmique mince présente un petit renflement interne, occasionné par le noyau; on distingue très bien le contour ovale de ce dernier. Dans les préparations le tout ne se colore que d'une manière très faible (fig. 18).

Ces cellules paraissent appartenir au groupe des Chytridiacées vivant à l'intérieur des tissus. On trouve ces cellules logées toujours un peu partout en dessous de la peau de la *Nerilla*, mais c'est surtout la base des parapodes que ce parasite semble préférer à toute autre partie du corps. Plus loin nous trouverons l'occasion et le moyen d'expliquer cette préférence du reste inconsciente.

Quelquefois le nombre de ces parasites est tel qu'il surpasse les forces de l'animal attaqué, dont les mouvements ralentis et alourdis ne laissent apercevoir que trop la gêne que lui cause la présence de ces hôtes désagréables. En effet sa peau et même son corps tout entier perdent cette flexibilité qui joue un si grand rôle dans les mouvements des Annélides. La *Nerilla* ne peut alors nager, elle rampe même avec de grandes difficultés. Tout ceci, joint au déficit matériel que ses hôtes occasionnent évidemment, finit par la tuer : un à un tombent les appendices de l'animal épuisé et peu de temps après il périt.

Il est bien connu que les Chytridiacées ont des zoospores qui prennent la forme de corps sphériques ou ovales munis d'un noyau brillant et d'un long cil à l'extrémité postérieure.

Il n'est point rare d'observer dans une *Nerilla* vivante de petits corps ronds, au contenu granuleux, placés au-dessous de la peau de l'animal tout près de la base du para-

pode (fig. 19). Les granulations de ces corps sont toujours très brillantes et bien serrées les unes contre les autres. Si on dispose d'un nombre considérable de *Nerillas* on parvient à constater deux phases pour ces granulations : la première c'est lorsqu'on les voit dans l'immobilité complète et alors le corps rond qui les renferme ressemble à une petite glande au point de s'y méprendre; la seconde phase les montre dans un état de mobilité extrême, ils fourmillent dans l'intérieur de la membrane avec une agilité bien visible. Si la chance favorise l'observateur dans l'étude de cette phase mobile il y trouve l'occasion et la possibilité de se rendre compte de la nature réelle de ces soi-disant glandes et par celà même de rectifier son erreur. Faute de cette circonstance favorable il reste dans l'erreur sans s'en apercevoir.

A ce qu'il paraît c'est précisément dans ce dernier cas que se trouvait Claparède en décrivant pour sa *Nerilla :* « Sehr eigenthümliche Segmentalorgane. » Du moins je ne trouve pas d'autre moyen d'expliquer l'absence complète de ces singuliers organes chez tous les spécimens aussi bien vivants que confectionnés en coupes, que j'ai étudiés.

Or, ces prétendus organes segmentaires ne sont autres que les cellules chytridiacées en voie de reproduction, c'est-à-dire remplies de zoospores qui ne sont pas encore mûres et pour cette raison sont immobiles.

Ici encore la délicatesse de l'organisation de la *Nerilla* nuit beaucoup à l'emploi de la méthode expérimentale — la seule qui puisse donner des preuves incontestables pour ou contre cette hypothèse. Effectivement le plus intéressant serait d'observer le sort de ces petites granulations remplissant la membrane sphérique qui les enveloppe. Mais comme la *Nerilla* ne supporte pas la captivité dans de petits cristallisoirs — seul moyen qui pourrait permettre de surveiller l'animal porteur de jeunes parasites jusqu'au moment de leur maturité, il arrive donc que l'animal captif meurt avant que la progéniture de ses hôtes mûrisse et se décide à en sortir.

Quant à la préférence que ces parasites montrent pour la base des parapodes en la choisissant pour pénétrer et se loger dans l'animal il me semble qu'elle se laisse expliquer facilement : elle a sa raison d'être dans le mouvement produit par les cils vibratiles réunis en petites houppes au-dessus de chaque pied de l'animal. Les vibrations ciliaires attirent les zoospores vers ces points du corps et ils y pénètrent de préférence.

CONSIDÉRATIONS SPÉCIALES.

Plusieurs naturalistes ont essayé de trouver la place que la *Nerilla* devait occuper dans le groupe des Annélides. Or, de toutes les opinions émises à propos de cette question c'est certainement celle de Claparède qui mérite *a priori* le plus d'égards, parce que c'est à cet auteur éminent que la science doit la meilleure description de cette espèce, description faite d'après une étude personnelle très minutieuse. Il l'envisageait comme une forme intermédiaire entre les Annélides errantes et les Annélides sédentaires. Selon lui la *Nerilla* par son aspect extérieur, surtout par la formation de sa région céphalique, par sa manière de vivre, se rapproche beaucoup du premier des deux groupes d'Annélides tout en gardant dans son organisation interne des traits du second groupe, tels par exemple : la position droite et libre de l'appareil digestif dans la cavité du corps, l'absence de dissépiment entre les segments du corps, et enfin la réduction de l'armure des pieds consistant en soies simples. En désignant de cette manière tout à fait vague les affinités de la *Nerilla* avec les deux grands groupes d'Annélides, Claparède ne se sent pas assez avancé dans la connaissance des caractères intimes de cette espèce pour lui indiquer une place plus précise dans la classification. Tout en lui découvrant beaucoup de traits non décrits par son prédécesseur, évidemment il supposait des lacunes dans son étude personnelle — et maintenant nous savons combien il était dans le vrai —

puisqu'il dit que la place de la *Nerilla* dans le système des Annélides est encore à trouver et que peut-être le mieux qui se puisse faire c'est de former une famille à part pour ce genre unique *Nerilla*.

Si le savant naturaliste de Genève a été poussé par le manque de connaissances plus précises sur l'organisation de cette espèce à hasarder l'avis de lui créer une famille spéciale, je me vois forcée par des raisons tout à fait opposées de me ranger du côté de cette opinion. Effectivement l'étude de la *Nerilla* vivante de même que les préparations de l'animal entier, m'ont fourni déjà bien des données inconnues à mes prédécesseurs distingués; en outre la possibilité de faire des coupes de cette petite espèce, possibilité dont ils étaient complètement privés, m'a permis d'élucider et d'élargir considérablement la connaissance des traits caractéristiques de cette forme intéressante. Et ces traits sont de nature tellement exceptionnelle qu'il ne me reste autre chose à faire qu'à reconnaître la justesse de l'opinion de mon savant prédécesseur et à insister sur la nécessité qu'il y a à créer une famille spéciale pour le genre *Nerilla*.

Je propose de donner à cette famille le nom de *Nerillidæ*. Son diagnostic sera le suivant : Le lobe céphalique est muni de trois antennes frontales et de deux appendices latéraux très courts avec le bout libre visiblement élargi. Tête très distincte. Les pieds sont saillants, unirames, armés de deux faisceaux de soies simples; le segment céphalique excepté, tous les autres segments sont armés et très distincts. Chaque parapode est surmonté d'un petit cirre, à peine dépassant la longueur des soies. L'extrémité caudale du corps se termine par deux long appendices. Pharynx simplement musculeux, privé de toute armure. Les sexes sont séparés. La femelle possède deux ovaires disposés des deux côtés de l'intestin au niveau du quatrième segment (d'en bas) et deux vésicules séminales munies chacune d'un canal sans ouverture externe. Ces vésicules sont disposées latéralement dans le même segment que les ovaires. Le mâle est muni de glandes testicu-

laires multilobées se réunissant par des canaux multiples qui s'ouvrent dans un canal éjaculateur commun ayant un orifice externe sur la ligne médiane du corps entre le troisième et le quatrième segment de celui-ci.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

La description détaillée qui vient d'être faite de l'organisation tout à fait particulière de la *Nerilla* me semble pleinement justifiée par l'intérêt considérable que présentent les particularités de son anatomie en général et celle de ses organes de reproduction en particulier. Ces traits anatomiques spéciaux de la *Nerilla* sont de deux sortes : les uns appartiennent à cette catégorie des signes rares qu'on trouve séparément chez les annélides des différents groupes ; les autres présentant des singularités jusqu'à présent inconnues pour les annélides caractérisent d'une manière tout à fait spéciale l'unique représentant du genre *Nerilla* : *N. antennata*.

Parmi les traits de la première catégorie il faut signaler tout d'abord les ceintures ciliaires qui offrent un ornement élégant de chaque segment du corps et caractérisent l'âge mûr de la *Nerilla*. Cette particularité intéressante ayant échappé à l'attention des observateurs, n'était connue que pour une seule annélide chétopode, l'*Ophryotrocha puerilis*. Ainsi maintenant parmi toutes les annélides chétopodes il y a deux espèces appartenant à deux genres différents qui possèdent ce trait curieux que les zoologistes considèrent comme caractère larvaire. En effet, en ce qui concerne l'*Ophryotrocha puerilis*, Korrchelt dans son ouvrage tout récent a démontré que la larve de cette espèce est pourvue de ceintures ciliaires. L'auteur a eu la chance d'observer quatre phases de l'état larvaire de l'*Ophryotrocha puerilis* dont la plus jeune ayant encore gardé dans son aspect une bonne partie de celui d'une trochophora était déjà munie de trois ceintures ciliaires ; une céphalique et

deux segmentaires au milieu du corps. Cependant cette larve ne montrait que les premiers vestiges de segmentation du corps qui ne consistaient qu'en des enfoncements des téguments marquant les limites des futurs segments. La seconde phase était quelque peu plus avancée ; la troisième présentait des mâchoires et enfin la quatrième montrait la formation de la première paire de parapodes. La quantité d'enfoncements tégumentaires augmente avec l'âge, comme le prouvent les quatre figures des larves de différentes phases, et puisque la quantité des ceintures ciliaires augmente proportionnellement, il y a tout lieu de croire que ce n'est point une simple coïncidence de deux faits, mais bien une dépendance intime l'un de l'autre et que par conséquent l'apparition des ceintures ciliaires ultérieures est en rapport direct avec la formation de nouveaux segments du corps. Toutefois ces segments au moment de l'apparition de leur ornement ciliaire ne sont que de simples enfoncements tégumentaires ; ce n'est que plus tard que se développent les parapodes leur donnant le caractère d'une Annélide. Ainsi les ceintures ciliaires de l'*Ophryotrocha puerilis* viennent immédiatement après chaque nouvel enfoncement circulaire des téguments du corps de la larve ; cette segmentation, propre à nombre d'autres larves de diverses Annélides, est d'un caractère purement larvaire, les parapodes apparaissent plus tard et c'est alors que ces enfoncements primaires ou larvaires deviennent de vrais segments d'Annélides. J'insiste sur ces données assez importantes d'ailleurs et tout à l'heure l'étude comparative des données du même ordre recueillies pour la *Nerilla* fera ressortir encore davantage leur signification.

Le développement embryonnaire de la *Nerilla* présentait un grand intérêt à tous les points de vue et surtout au point de vue de ses caractères larvaires. N'ayant pas trouvé la possibilité de suivre ce développement depuis le commencement jusqu'à la fin, j'ai eu tout de même la chance d'observer l'embryon presque au moment de son éclosion de

l'œuf. C'est précisément cette étude qui présente la plus grande importance au point de vue de la question des ceintures ciliaires. Sous ce rapport la *Nerilla* s'éloigne beaucoup de l'*Ophryotrocha puerilis*. En effet la *Nerilla* ne parcourt point la phase du trochophora et sort de la coquille de l'œuf ayant l'aspect d'une Annélide presque adulte et si l'embryon ne possède pas encore tous les traits caractéristiques de son espèce, néanmoins par la forme du segment céphalique et des quatre segments du corps bien formés (fig. 15 et 16) il représente une Annélide chétopode presque accomplie. Et cependant on chercherait en vain les ceintures ciliaires ou même leurs traces. On ne les voit pas davantage sur le corps de la *Nerilla* un peu plus âgée, qui dans son aspect extérieur ne présente pas encore tous les traits de son espèce, — ainsi par exemple, les appendices latéraux céphaliques, les protubérances auditives, les houppes ciliaires vibratiles ornant la base des parapodes ne se sont pas encore accentués, — tandis que par le développement de ses organes internes, particulièrement par la différenciation des ovaires chez la femelle, elle ne paraît point aussi jeune qu'on pourrait le supposer de prime abord. Ce n'est que beaucoup plus tard cependant que les ceintures ciliaires apparaissent sur les segments du corps de la *Nerilla* pour caractériser son âge mûr.

N'est-il pas curieux que ce caractère incontestablement de nature larvaire qui parmi toutes les Annélides chétopodes ne caractérise que ces deux genres différents, y apparaisse aussi différemment? Ce mode d'apparition est même à tel point différent que la question de savoir si ces deux caractères en apparence semblables sont vraiment de même ordre se présente d'elle-même. Cependant il me semble plus rationnel d'y voir un fait d'hérédité qu'une formation d'un caractère d'un tout autre ordre. Si on tient compte de ce que le mode du développement embryonnaire de ces deux espèces est tout autre on y trouve aisément l'explication naturelle de la différence de la période d'ap-

parition de ce trait larvaire. En effet l'*Ophryotrocha puerilis* sort de l'œuf sous forme d'une trochophora plus ou moins typique, par conséquent parcourt une période plus ou moins longue de larve nageante. Les ceintures vibratiles datant de cette jeune période de l'existence larvaire persistent durant toutes les métamorphoses de la larve et telles qu'elles étaient au moment de leur apparition se conservent pendant toute la vie de l'*Ophryotrocha puerilis* adulte. Ainsi cette espèce à l'âge mûr possède les ceintures ciliaires de son propre état larvaire.

Chez la *Nerilla antennata* la chose se présente sous un tout autre aspect. Effectivement le développement embryonnaire de cette espèce est direct. L'animal sort de l'œuf quoique n'ayant pas encore tous les caractères spécifiques, toutefois présentant tous les traits d'une Annélide chétopode et privé cependant de ceintures ciliaires ainsi que de bien d'autres traits larvaires. Les ceintures ciliaires n'apparaissant qu'à la période de maturité de l'animal, on a donc tous les droits de dire que la *Nerilla antennata* ne possède point les ceintures ciliaires de son propre état larvaire, mais bien celui de ses ancêtres. Nous sommes en présence d'un fait d'ordre atavique. C'est donc un vrai caractère d'atavisme que cette apparition tardive des ceintures ciliaires chez la *Nerilla antennata*.

Après les ceintures vibratiles, c'est le système nerveux et notamment la chaîne abdominale de la *Nerilla* qui attire l'attention de l'observateur. Rappelons-nous que les deux troncs nerveux qui parcourent la face ventrale de la *Nerilla* présentent de très faibles traces de ganglions caractérisant la vraie chaîne abdominale des Annélides chétopodes ; en outre ces deux troncs sont assez écartés l'un de l'autre, ne présentant point de soudures ou de commissures ; ces dernières sont remplacées par de nombreuses cellules nerveuses qui, séparées par de faibles distances, tendent leurs prolongements filamenteux d'un tronc à l'autre, les unissant de cette manière particulière ; si pour compléter l'aspect

de la forme caractéristique des troncs nerveux abdominaux de la *Nerilla*, nous ajoutons encore qu'ils sont accolés dans toute leur longueur contre l'ectoderme, nous serons obligés de constater que par la plupart de ces caractères ce système nerveux se rapproche le plus de celui qui caractérise la classe des Archiannélides, établie par Hatschek.

D'autres traits d'organisation de la *Nerilla antennata*, tel que le faible développement du système musculaire de la cavité du corps, sa nullité dans les téguments, la simple organisation des pieds unirames, — tous ces traits pourraient être attribués à n'importe quelle archiannélide, et par conséquent rapprochent cette espèce plus qu'ils ne l'éloignent de la classe des archiannélides. Il n'y a qu'un seul trait de l'organisation de la *Nerilla* qui soit diamétralement opposé à celui des archiannélides, c'est le caractère de la segmentation du corps de l'animal : tandis que la segmentation des archiannélides est limitée à l'organisation interne, celle de la *Nerilla* est — on peut bien le dire — par excellence externe.

Par rapport aux organes des sens, l'anatomie de la *Nerilla* n'offre point de particularités remarquables, et si l'organe auditif, tel qu'il a été décrit pour cette espèce, n'est pas du tout connu chez d'autres annélides, — il ne faut point expliquer cette circonstance par l'absence de cet organe chez nombre d'annélides, mais bien plus par la méthode qui était appliquée à leur étude. J'ai donc beaucoup de raisons de ne pas envisager cet organe comme caractéristique exclusivement de la *Nerilla antennata*. S'il l'est pour le moment, il ne le sera plus quand la méthode des coupes sera appliquée à la plupart des annélides en général, et à celles qui possèdent les protubérances céphaliques latérales pareilles aux protubérances auditives de la *Nerilla* en particulier.

On peut dire tout le contraire pour les organes de reproduction de la *Nerilla*. Effectivement, il n'y a pas à espérer que telle ou telle autre méthode d'étude puisse contribuer à

faire constater chez n'importe quelle Annélide chétopode connue quelque chose qui rappellerait la forme et la constitution des organes de reproduction de l'espèce en question. A ce point de vue la *Nerilla* reste unique parmi toutes les chétopodes et restera comme telle jusqu'à la découverte d'espèces nouvelles, qui peut-être présenteront ce même caractère.

Cependant, si extraordinaires et si uniques, dans leur genre, que se présentent ces organes dans leur forme accomplie, ils ne sont point sans antécédents chez nombre d'annélides au début de leur développement. Il ne faut que se rappeler les particularités de la forme définitive qu'offre cet organe chez le mâle de la *Nerilla* et la transformation de l'organe que nous avons vu à l'état rudimentaire chez la femelle de cette espèce pour trouver chez beaucoup d'autres annélides des organes qui peuvent être envisagés comme de vrais précurseurs des organes mâles de la *Nerilla*. Effectivement, la vésicule spermatique avec son canal, décrit dans les chapitres précédents de ce mémoire, n'est autre chose qu'un organe segmentaire quelque peu transformé, comme on en trouve dans nombre de vers. Pour ne pas faire une longue liste des espèces possédant ces organes, je n'en citerai qu'une seule qui se rapproche le plus de la *Nerilla* par la constitution de ses organes mâles, c'est le *Saccocirrus papillocercus Bobr*. Nous y voyons la vésicule séminale munie d'un canal tout comme chez la *Nerilla*. Ce qui caractérise particulièrement la vésicule séminale de la *Nerilla* et ce qui manque complètement au *Saccocirrus*, c'est la proéminence tégumentaire externe qui loge le canal de la vésicule. Un autre trait de distinction entre les organes en question de ces deux espèces se rapporte à leur nombre : le *Saccocirrus* possède plusieurs paires de ces organes segmentaires, tandis que la *Nerilla* n'en a qu'une seule. Ce qui est remarquable, c'est que la femelle de la *Nerilla*, par ses organes mâles, joue pour ainsi dire le rôle de forme intermédiaire pour l'apparition de cette forme bizarre

d'organes de reproduction chez le mâle de cette espèce.

N'est-il pas curieux que la femelle de la *Nerilla* ait conservé ces vésicules séminales en état aussi rudimentaire qu'elles ne possèdent pas même l'orifice externe pour faire passer au dehors les spermatozoïdes qu'elles renferment? L'existence de cet organe rudimentaire chez la femelle est d'une grande importance, puisqu'elle nous explique l'origine incontestable et le mode de transformation qu'a subi l'organe mâle avant de se présenter dans sa forme accomplie, que nous avons décrite pour le mâle de cette espèce.

Il n'est pas moins important que la femelle de la *Nerilla* ne possède qu'une seule paire de vésicules séminales. Il l'est d'autant plus que les amas de cellules qui ont servi pour les former, dans le troisième segment du corps, sont néanmoins présents dans tous les segments chez la femelle de même que chez le mâle, comme cela a été démontré dans les chapitres consacrés à ce sujet. Et puisque les vésicules séminales de la femelle de la *Nerilla* sont, sous tous les rapports, conformes aux organes mâles du *Saccocirrus papillocercus*, et que ces derniers, de leur côté ne sont envisagés que comme des organes segmentaires transformés, il y a donc beaucoup de raisons pour admettre que les susdits amas cellulaires chez la *Nerilla* sont les matériaux emmagasinés restés intacts dans tous les segments — le troisième excepté, — mais évidemment la nature se sert d'éléments absolument pareils pour former les organes segmentaires chez d'autres annélides. Elle s'en était servie encore pour les transformer en glandes testiculaires dans plusieurs segments successifs chez le mâle de la *Nerilla*. Nous avons vu que bien que les testicules se développent dans quatre segments successifs chez le mâle de la *Nerilla*, ce dernier ne possède qu'un seul canal éjaculateur impair; que sa position correspond à la position de la paire d'appendices externes qui logent le canal de la vésicule séminale chez la femelle; que ce sont des appendices pareils du mâle qui, par la soudure, se sont transformés en un seul

canal éjaculateur. Par conséquent, c'est cette paire d'amas cellulaires qui possède la force héréditaire beaucoup plus grande que les amas cellulaires de tous les autres segments du corps de la *Nerilla* — et c'est ici que trouve son explication cet autre fait important que la femelle ne possède qu'une seule paire de vésicules dans le segment correspondant au segment renfermant le canal éjaculateur chez le mâle.

Il me reste à mettre en évidence encore un fait intéressant dans l'organisation intime de la *Nerilla*, c'est celui de l'hermaphroditisme, en tout cas rudimentaire. En ce qui concerne la femelle de cette espèce il est tout à fait inutile, ce me semble, d'y insister beaucoup, parce que les vésicules séminales qu'elle présente ne parlent que trop de ces restes de l'hermaphroditisme qu'elle a conservé de ses ancêtres. Encore moins faut-il prouver l'état rudimentaire de ces restes de l'hermaphroditisme, puisque les spermatozoïdes qui remplissent les vésicules ne peuvent, faute d'orifice, sortir au dehors, encore moins féconder les œufs de la même femelle, étant séparés des ovaires d'une manière absolue. Par conséquent, ils périssent là où ils se développent sans que l'animal s'en serve de telle ou telle autre manière. C'est donc un vrai cas d'hermaphroditisme qui, malgré son évidence, reste incontestablement rudimentaire et offre un exemple intéressant d'atavisme.

Je ne forcerai pas le moins du monde l'interprétation des choses réelles en disant que ce même hermaphroditisme rudimentaire, heureusement conservé, nous apprend que chez les ancêtres de la *Nerilla* il se manifestait un peu autrement qu'on ne le rencontre chez les annélides chétopodes actuelles. Pour ne pas chercher plus loin, je citerai encore une fois l'*Ophryotrocha puerilis*. D'après les données de l'ouvrage récent de Korschelt, cette dernière espèce présente un cas d'hermaphroditisme qui se manifeste de la manière suivante : les produits sexuels des deux sexes se développent chez tous les individus, hermaphrodites ou non, aux dépens

du même tissu, flottent librement dans la même cavité du corps, et pour que la fécondation ne puisse avoir lieu chez les hermaphrodites, ils mûrissent à tour de rôle, c'est-à-dire que lorsque les œufs sont arrivés à maturité, les spermatozoïdes ne sont qu'au début du développement et *vice versâ*.

On voit d'ici que les choses se passaient tout autrement chez les ancêtres de la *Nerilla :* les produits sexuels se formaient aux dépens de tissus tout à fait différents ; tandis que les œufs se développaient aux dépens de l'épithélium intestinal, les spermatozoïdes avaient leur origne dans les amas cellulaires qui produisaient les organes segmentaires; de plus, ces produits de deux sexes, quoique se développant dans un seul et même individu, ne pouvaient se féconder entre eux, à cause de leur séparation absolue. La fécondation demandait donc la présence de deux individus mûrs et devait être réciproque. C'est un cas d'hermaphroditisme très répandu chez les vers inférieurs de même que dans d'autres classes d'animaux.

Le trait d'hermaphroditisme chez le mâle de la *Nerilla* est atténué et même masqué par la transformation des produits sexuels femelles en produits sexuels mâles. En effet, on ne peut voir les restes de l'hermaphroditisme que dans l'épaississement de la paroi intestinale chez le mâle de la *Nerilla;* mais cet épaississement au lieu de donner naissance aux œufs et aux ovaires — comme chez les femelles les amas cellulaires produisent les spermatozoïdes — les grandes cellules de cet épaississement intestinal après une division très active donnent naissance aux spermatozoïdes qui remplissent la cavité du corps et à l'aide du canal éjaculateur s'échappent au dehors en même temps que ceux qui se développent dans les testicules. Il a été déjà dit que chez le mâle cet épaississement lui-même s'est modifié et qu'au lieu des deux épaississements latéraux de la femelle, nous n'en voyons qu'un seul, devenu dorsal chez le mâle.

Évidemment nous sommes ici en présence d'un phénomène

de la plus haute importance : la nature nous fait voir qu'il lui est possible de faire dériver les produits sexuels tout aussi bien du tissu endodermique que du tissu mésodermique, et si dans le cas qui nous occupe, elle développe les produits du sexe mâle aux dépens de ces deux sortes de tissus à la fois, elle pourrait sans doute en faire autant pour les produits de l'autre sexe. Si nous ne sommes pas en présence du premier pas que la nature ait fait pour atteindre ce but, en tout cas celui-ci est-il des plus éloquents et très démonstratif. Les hypothèses contraires entre elles sur l'origine des œufs et des spermatozoïdes ne trouveront-elles pas leur réconciliation dans ce fait de haute signification et de grand intérêt?

On a beau chercher parmi les Annélides une forme qui, par la constitution de ces organes génitaux, se rapprocherait intimement de la *Nerilla*, on n'en trouve pas. Et cependant une telle forme existe en dehors de la classe des vers et cette forme n'est autre que le *Peripatus* à certaines phases de son développement.

Il est bien connu que les Onychophores, ne renfermant que le seul genre *Peripatus*, avaient été autrefois — cependant il n'y a pas longtemps — considérés pour ainsi dire comme des Annélides terrestres. Après que Moseley eut démontré l'existence des trachées, on les a rangées parmi les Arthropodes, tout en les considérant comme des trachéates qui ont conservé dans leur organisation des rapports avec les Annélides plus intimes que tout autre embranchement de cette classe.

De tous les ouvrages modernes concernant le développement des *Peripatus*, celui de Kennel a le plus d'importance au point de vue de la comparaison avec la *Nerilla*, parce que cet auteur est celui qui donne le plus de détails sur la formation des organes génitaux du *Peripatus*.

Avant que Kennel entreprît l'étude personnelle du déve-

loppement des *Peripatus Edwardsii* et *torquatus*, son attention fut tout particulièrement attirée par la formation des organes segmentaires telle qu'elle était décrite par Balfour pour le *Peripatus capensis*. Aussi ayant reçu d'abondants matériaux pour l'étude du développement des deux susdites espèces, il n'a pas manqué de les exploiter avec l'attention et les soins d'un naturaliste bien consciencieux et naturellement les organes segmentaires ont reçu une bonne part de ses soins. Maintenant il peut se regarder comme bien récompensé pour son travail, parce que l'idée des affinités intimes existantes entre les Péripates et les Annélides dans l'organisation de leurs organes génitaux, cette idée que lui ont fournie ses études soignées, si elle n'est pleinement justifiée, trouve du moins une base solide dans l'organisation des organes génitaux de la *Nerilla*. Il suffit de lire le chapitre du présent mémoire concernant ce dernier sujet et, immédiatement après, celui de l'ouvrage de Kennel : « Entwicklungsgeschichte von *Peripatus* » (p. 77, part. II), pour être singulièrement frappé de la ressemblance extraordinaire dans la formation des organes en question.

Cependant si loin qu'il poussât ses suppositions sur les affinités dans la formation des organes génitaux des Annélides et des Péripates, l'auteur a été bien loin d'admettre qu'une Annélide ait pu avoir un seul canal éjaculateur, avec un seul orifice externe, situé sur la ligne médiane du corps entre le quatrième et le troisième segment (d'en bas), bien près de ce que nous voyons chez les Péripates ! C'est ce qu'il veut dire page 70, part. II : « Indessen muss ja diese Verlegung *des Geschlechtsöffnungen* ans Hinterende einmal stattgefunden haben, wenn ein genetischer Zusammenhang zwischen Anneliden und Tracheaten richtig ist (was wohl kaum bezweisfelt werden kann, etc.). » Ainsi l'auteur parle du déplacement *des orifices génitaux* vers les segments postérieurs du corps, et la phrase qui précède celle qui vient d'être citée prouve indubitablement que ce mot « Geschlechtsöffnungen » se rapporte à des organes segmentaires qui ont pris la fonc-

tion des organes génitaux; par conséquent comme les organes segmentaires sont pairs et dans ce cas débouchent au dehors, chacun par son ouverture, il est évident que l'auteur parle des ouvertures disposées par paires dans plusieurs segments chez les Annélides, dans un seul — chez les Péripates. Quelques lignes plus loin, l'auteur dit : « Die Segmentalorgane des III und IV Beinpaares wurden vielleicht beim Uebergand zum Landleben der Thiere von denen des vorletzten Beinpaares abgelöst, die Keimdrüsen auf jenes Segment beschränkt und die Verbindung beider Theile eine sehr innige. » Ainsi non seulement il était bien loin d'admettre la possibilité d'une soudure des deux orifices génitaux latéraux, mais encore il ne supposait même le rapprochement intime entre l'organe segmentaire et les glandes sexuelles des segments III et IV qu'à la condition d'un changement de milieu, c'est-à-dire quand l'animal sortait transformé d'un habitat aquatique pour devenir un coureur terrestre.

D'après la description des organes mâles de la *Nerilla*, nous savons maintenant que sous ce rapport la nature a dépassé de beaucoup les limites de la fantaisie et de l'audace des suppositions du savant naturaliste : non seulement elle a réuni les organes segmentaires et les glandes sexuelles d'un segment et les a transformés en un seul organe; non seulement elle les a fait développer dans la région des troisième et quatrième segments aux dépens de tous les autres segments dont on ne trouve que de faibles traces, mais encore elle a soudé les deux ouvertures génitales externes en un seul canal éjaculateur, et tout ceci dans une Annélide bien aquatique errante!

Mais elle ne l'a fait que pour un seul sexe, ayant soin de choisir celui qui présentait le moins de difficultés pour cette modification; c'est l'individu mâle de la *Nerilla*. C'est précisément ce fait-là qui présente un obstacle pour voir dans l'organisation de la *Nerilla* une pleine justification de l'idée de Kennel sur la parenté entre les Annélides et les Péripates. Effectivement, la *Nerilla* se rapproche beaucoup

de cette autre forme dont le Péripate doit dériver directement, mais elle ne l'est pas elle-même. Cependant elle nous démontre avec une évidence remarquable la voie et le procédé dont la nature se servirait pour modifier les organes sexuels d'une Annélide femelle dans le sens du mâle de la *Nerilla*, afin de la rapprocher du *Peripatus*. On voit d'ici de quelle manière les organes femelles de la *Nerilla* pourraient être modifiés dans le même sens que les organes mâles de cette espèce. Cependant, je ne me permettrai pas d'exposer ici le procédé de ces modifications non existantes chez la femelle de la *Nerilla*, mais peut-être déja réalisées par la nature dans une autre espèce qui est à trouver encore.

Pour être plus précise, je veux passer brièvement en revue les principales phases de la formation des organes génitaux des deux *Peripatus Edwasdrii* et *torquatus* pour faire apprécier leur ressemblance avec la formation des organes mâle de la *Nerilla*, et par cela même mettre en lumière la différence qui y existe.

Selon les données de Kennel, les organes génitaux des susdits Péripates ne sont autres que les organes segmentaires transformés dans le sens de la fonction des premiers. Ils ne se développent que dans l'avant-dernier segment muni de pieds (troisième d'en bas, s'il faut compter le dernier segment privé de pieds) ; dans tous les autres segments, ces organes segmentaires avortent (excepté ceux contenant les papilles muqueuses) ; ces organes segmentaires transformés, se joignent à une paire de dépressions ectodermiques qui, s'enfonçant de plus en plus dans la cavité du corps, en même temps que se rapprochant par leurs bords externes, finissent par se souder sur la ligne médiane externe du corps de l'animal, présentant ainsi un canal long, dont les deux extrémités montant vers le dos de l'animal rencontrent (chacune de son côté) l'organe segmentaire transformé, se soudent avec lui en s'y ouvrant pour devenir *uteri* ou *vasa deferentia*, selon le sexe. Dans la soudure externe des deux enfoncements ectodermiques se produit une ouverture qui sert de

ductus ejaculatorius pour le mâle et de *vagina* pour la femelle. Les organes segmentaires qui, de leur côté, se présentent d'abord en forme de simples poches mésodermiques (une de chaque côté du corps), sont parfaitement clos. Ronde au début, chaque poche, au fur et à mesure de son développement, s'allonge, et débouchant par son extrémité ventrale dans le bout correspondant du canal ectodermique (*uterus* ou *vas deferens*), se joint à la glande sexuelle du même côté (ovaire ou testicule) par son extrémité dorsale, les glandes sexuelles étant situées du côté du dos de l'animal. Voilà les données les plus importantes, aussi les plus intéressantes du développement des organes génitaux chez les Péripates transatlantiques. Plus tard, ils se modifient, et à en juger d'après leur forme chez l'adulte, on n'admettrait rien de commun avec ceux du mâle de la *Nerilla*.

Presque tout ce qui vient d'être relaté pour les Péripates en question pourrait tout aussi bien s'appliquer à la *Nerilla*. En effet, si nous envisageons les organes mâles rudimentaires de la *Nerilla* femelle comme le premier stade du développement des organes génitaux chez le mâle de cette espèce, nous y voyons : entre le troisième et le quatrième segment (d'en bas), deux enfoncements ectodermiques latéraux qui produisent deux appendices considérables externes ; à chacun de ces appendices correspond une vésicule interne d'origine mésodermique munie d'un canal qui donne dans l'appendice, mais n'a point d'ouverture externe ; ces deux vésicules mésodermiques latérales sont équivalentes aux deux poches mésodermiques des Péripates, avec la différence que ces dernières étant en état de formation progressive, sont formées de cellules actives bien délimitées, tandis que la vésicule en question chez la *Nerilla* présente un organe primitif, rudimentaire, formé de membrane rigide, stable, n'ayant aucun avenir. Mais nous pouvons voir tout de même cet organe en développement progressif, si nous passons maintenant au mâle de la *Nerilla*. Effectivement, les deux appendices latéraux se rapprochant de plus en plus, se sont

soudés par leurs extrémités libres et par en haut, formant ainsi un canal clos en haut et ouvert vers l'extrémité caudale du corps de l'animal : le canal éjaculateur. Ceci se passe un peu différemment de ce que nous avons noté pour les Péripates, chez lesquels les appendices ectodermiques se soudent complètement pour former les deux *vasa deferentia*, tandis que le canal éjaculateur se forme de nouveau par un autre enfoncement ectodermique médian — du moins ainsi le décrit Kennel, et il n'y a point de motif à supposer une erreur de son côté. Au contraire, cet état de développement chez les Péripates présente un progrès normal de celui que nous voyons comme primitif chez la *Nerilla* mâle. Il y a toutes raisons de croire que les glandes testiculaires du mâle de cette dernière espèce sont les vésicules de la femelle transformées et contenant des spermatozoïdes, et nous avons constaté que les conduits de ces glandes, énormes chez le mâle, débouchant dans le canal éjaculateur, présentent en même temps des canaux déférents. Il me semble que dans cette différence avec les Péripates, on ne peut voir autre chose que l'état primitif de l'organe chez le mâle de la *Nerilla*. Dans leur développement progressif chez une Annélide plus proche parente du Péripate, les conduits des glandes s'allongeant devaient refouler les glandes vers le dos, à la place qu'elles occupent chez ce dernier.

Non moins frappante est la position des troncs nerveux abdominaux par rapport aux organes génitaux chez les deux genres qui nous occupent ici, et pour le démontrer je n'ai qu'à citer un passage de la première partie (page 104) de l'ouvrage de Kennel, dont le titre est donné plus haut : « Die Längsnerven, welche in ihrem ganzen Verlaut ausserhalb der Leibeshöhle in dem Lateralsinus liegen, treten an der fraglichen Stelle plötzlich mit einer leichten Curve nach innen in die Leibeshöhle ein, ziehen mit einer Verdickung über der Ursprung der Uteriweg, um dann parallel weiter bis zum Hinterende zu verlaufen, etc. » On voit que c'est presque littéralement qu'on peut appliquer ce passage en parlant

des mêmes sujets pour le mâle de la *Nerilla*, parce que les troncs nerveux abdominaux de cette espèce, accolés à l'épiderme du corps tout le long de la face ventrale, arrivés dans la région des organes génitaux et détachés de l'épiderme, sont refoulés dans la cavité du corps par le développement de ces derniers; par conséquent, faisant une légère courbe les deux troncs dépassent les organes génitaux pour venir s'accoler de nouveau à l'épiderme dans leur parcours le long des deux derniers segments du corps.

Inutile de dire que toutes les figures que Kennel indique comme démonstratives pour les données qui nous intéressent ici ne sont que d'une grande ressemblance avec les figures de la *Nerilla*. J'ajouterai que sur les planches qui accompagnent l'ouvrage de Sedgwick « The Development of the Cape species of *Peripatus* », j'ai trouvé de même les figures des coupes qu'on pourrait prendre pour des coupes de la région des organes mâles de la *Nerilla* femelle (Pl. XXXV, fig. 23 *e* de la III part. de l'ouvrage cité de Sedgwick).

Les deux auteurs cités ont étudié non seulement des espèces différentes de Péripates, mais encore des espèces de pays bien divers et bien éloignés l'un de l'autre. Kennel a étudié les deux espèces de Péripates transatlantiques, Sedgwick, les Péripates du Cap de Bonne-Espérance. Il me semble que ce fait à lui seul serait suffisamment important pour que les deux auteurs se tiennent en garde contre leurs reproches réciproques à propos des résultats peu identiques qu'ils ont obtenus de leurs études sur le développement des Péripates.

Mais à la différence de provenance de ces diverses espèces s'ajoutent encore quelques modifications dans leur organisation. Elles sont bien connues des deux auteurs et rendent leurs attaques réciproques encore moins raisonnables. Kennel, notamment, commence la première partie de son ouvrage, par un court aperçu des modifications que présente la constitution des œufs et la conformation des organes génitaux des Péripates transatlantiques, ceux de la Nouvelle-

Zélande et ceux du Cap. A eux seuls ces faits pouvaient bien expliquer certaines différences dans le développement embryonnaire en général et précisément dans l'origine des glandes génitales, qui chez les Péripates transatlantiques, selon Kennel, sont d'origine mésodermique, et chez les Péripates du Cap, d'après Sedgwick, proviennent de l'endoderme.

Malgré tout Kennel à la fin de la seconde partie de son ouvrage (quand les attaques de Sedgwick lui ont fait oublier les raisonnements dignes d'un naturaliste qui se trouvent dans la première partie de son ouvrage) dit : « ...Die Art und Entstehung der Kleimdrüsen ist unrichtig... »

Sans vouloir entrer en discussion avec ces auteurs, je dois dire qu'*a priori*, l'origine endodermique des glandes génitales que Sedgwick constate pour le *Peripatus capensis* n'est point impossible, et que s'il en est vraiment ainsi, elle présenterait même un grand intérêt comme héritage de la *Nerilla*, dont les ovaires sont d'origine endodermique; quant aux spermatozoïdes, ils sont d'origine double, comme il a été démontré. La différence d'origine des glandes génitales chez les différentes espèces de Péripates de concert avec d'autres inégalités dans leur organisation trouverait donc son explication dans les données excessivement intéressantes de l'organisation de la *Nerilla*.

BIBLIOGRAPHIE.

1. O. Schmidt. « Neue Beiträge z. Naturgesch. d. Würm. gesam. auf einer Reise in Färör. » 1848.
2. Claparède. « Beobachtungen über Anatomie und Entwicklg. wirbelloser Thiere. » 1863.
3. Claparède. « Les Annélides chétopodes du golfe de Naples. » 1868.
4. Ehlers. « Die Borstenwürmer. »
5. Claparède et Metchnikoff. « Beiträge z. Kenntniss der Entwicklg. der Chetopoden. » Zeitsch. für Wiss. Zool. XIX.
6. Korschelt.
7. Marion et Bobretzky. « Études sur les Annélides du golfe de Marseille. » Ann. des sc. nat., 6e sér., t. II.
8. Eisig. « Die Capitelliden des Golfes von Neapel. »
9. Hatschek. « Studien über Entwicklgsch. der Anneliden. » Arb. Zool. Inst. Wien, t. L, 1878.

10. Hatschek. « Beiträge zur Entwickg. u. Morphologie der Anneliden. » Wiener Sitzb., 1876.
11. Balfour. Anatomie and development of Peripatus capensis. Quart. J. m. sc., t. 23.
12. Kennel. « Entwicklungsgeschichte von Peripatus Edwardsii und toquatus. » Arbeit. Zool. Inst. Würzburg. B. 7 et 8.
13. Sedgwick. The development of the Cape species of Peripatus. » Quart. Jour. of m. sc., t. 25, 27.
14. Sedgwick. « The development of Perip. capens. » Proced. of the Royal Society. May 1885.
15. Gaffran. « Beiträge z. Anatomie u. Histologie v. Peripatus. Zool. Beitr. 1-3.
16. Marenzeller. « Zur Kenntniss der Adriatischen Annel. » Wiener Sitzb., 1874-75.
17. Vejdovsky. « Anatomische Studien über Rhynchelmis limosella. » Zeitschr. f. W. Zool., t. XXVII.
18. Korotneff. « Die Embryologie der Gryllotalpa. » Zeitsch. f. W. Zool., Bd. 41.
19. Fimm. « Beobacht. an Phreoryctes Menkianus, etc. » Arbeit. Zool. Inst. Wurzb. B. VI.

EXPLICATION DES PLANCHES 7, 8 ET 9

b, bouche.
lc, lobe céphalique.
a, antenne.
ap, appendice.
pr, protubérance.
st, cils immobiles.
cs, cils vibratiles.
hp, houppe de cils vibratiles.
cr, cirre pédieux.
ol, œil.
crl, cristallin.
crp, corps pigmentaires.
nop, nerf optique.
tgm, tégument.
ms, substance spongieuse.
cln, cellules nerveuses.
ecr, corps en forme de corne.
nac, nerf acoustique.
cov, corps verdâtres.
gtac, gouttière de l'organe de l'ouïe.
bp, bout pointu.
crv, le cerveau.
stn, substance nerveuse, couche de cellules nerveuses.
chr, échancrure.
ns, nerf sensitif.
cmph, commissure œsophagienne.
ph, pharynx.
glph, glande pharyngienne.
est, estomac.
in, intestin.
rt, rectum.
ans, anus.
plc, bout caudal du corps.
pd, pied.
flc, follicule pédieux.
s, soie.
ovr, ovaire.
chp, membrane cellulaire.
of, œuf.
ofm, œuf mûr.
ctv, côté ventral.
ctd, côté dorsal.
cts, ceinture ciliaire.
cgl, chaîne ganglionnaire.
cor, cordon cellulaire.
frg, frange.
gfg, galon de la frange.
fil, filet de la frange.
gt, gouttière médiane du corps.
trn, tronc nerveux.
crp, cirre du segment buccal.

ep, épaississement des parois intestinales.
cv, cavité.
chp, couche de cellules épithéliales.
sb, segment buccal.
ny, noyau.
prs, parasite.
cpt, protoplasma.
ept, épithélium.
chin, enveloppe cellulaire intestinale.
am, amas de cellules fusiformes.
plmd, plaque musculaire dorsale.
plmv, plaque musculaire ventrale.
enf, enfoncement.
clmf, cellules musculaires fusiformes.
clvm, muscles.
cnsp, canaux réunis du testicule.
glmb, glande multilobée.
cnj, canal éjaculateur.
sd, soudure.
ouv, ouverture.
gr, granulations.
gl, ganglion.

Fig. 1. — Préparation d'une femelle de la Nerilla placée sur le dos pour présenter à l'observateur son côté ventral.

Fig. 2. — Figure d'un mâle vivant pour faire voir l'aspect extérieur de la surface dorsale de cette Annélide.

Fig. 3. — Coupe longitudinale d'une antenne de la Nerilla.

Fig. 4. — Coupe transversale des trois antennes frontales et du lobe céphalique comprenant le commencement du cerveau.

Fig. 5. — Coupe transversale de la tête présentant l'enfoncement de la base de l'antenne médiane dans les téguments de la tête de la Nerilla.

Fig. 6. — Coupe transversale présentant l'enfoncement de la base des trois antennes frontales dans le cerveau.

Fig. 7. — Coupe transversale de la partie rétrécie du pharynx donnant naissance aux glandes pharyngiennes. On voit du côté gauche de la coupe l'ouverture du conduit de la glande débouchant dans le tube du pharynx; du côté droit de la coupe le pli de l'épithélium d'estomac a relevé un peu la glande, de sorte que son embouchure dans le pharynx se trouve sur la coupe précédente, non représentée ici.

Fig. 8. — Coupe transversale de la plus large partie du cerveau et du commencement de sa division en deux ganglions.

Fig. 9. — Coupe transversale du nerf acoustique et de l'appendice latéral du lobe céphalique avec son trajet nerveux interne.

Fig. 10. — Coupe transversale de l'organe de l'ouïe présentant les deux rangées de corps verdâtres (*cov*) interrompue par la gouttière extérieure (*gtac*) et la moyenne partie du corps cornu (*ccr*) avec la partie du nerf acoustique (*nac*) très amincie.

Fig. 11. — Coupe transversale de la protubérance (*pr*) externe recouverte de cils longs et touffus (*st*) renfermant la plus large partie du corps cornu de l'organe de l'ouïe (*ccr*).

Fig. 12. — Coupe transversale du corps de la Nerilla présentant les écartements latéraux (*cv*) de l'enveloppe cellulaire de l'intestin par lesquels les œufs mûrs sortent au dehors.

Fig. 13. — Coupe transversale du lobe céphalique (dans la région de la première paire d'yeux) renfermant la première section du cristallin (*crl*).

Fig. 14. — La seconde coupe transversale du cristallin du même œil.

Fig. 15. — Le lobe céphalique avec l'unique antenne frontale et le segment buccal d'une petite Nerilla non encore sortie de l'œuf.

Fig. 16. — Coupe transversale du corps de la Nerilla, présentant les écartements latéraux de l'enveloppe cellulaire de l'intestin (*cv*) quelque peu avant la jonction de ce dernier avec le rectum.

Fig. 17. — Figure faite d'une préparation d'un mâle de la Nerilla pour présenter les trois derniers segments du corps renfermant les testicules (*ts'*, *ts''*, *ts'''*) très développés avec le canal éjaculateur et son orifice externe (*cj*).

Fig. 18. — Une Chytridiacée jeune, logée tout près du parapode d'une Nerilla.

Fig. 19. — Une Chytridiacée en voie de reproduction; les zoospores ne sont pas encore mûres.

Fig. 20. — Le lobe céphalique de la Nerilla dessiné avec le système F et le 4e oculaire de Zeiss, pour donner l'aspect extérieur de l'organe auditif.

Fig. 21. — La coupe transversale d'une femelle de la Nerilla prise dans la région de l'épaississement latéral de la paroi intestinale (*ep*) qui doit servir à la formation de l'ovaire.

Fig. 22. — La coupe transversale de l'estomac proprement dit présentant son épithélium formé de cellules cylindriques très hautes (*ept*) et recouvertes d'une enveloppe cellulaire assez mince et unie (*chin*).

Fig. 23. — La coupe transversale d'une femelle de la Nerilla, présentant la séparation des cellules ovoïdes de l'épithélium intestinal et leur multiplication indépendante (*dv*).

Fig. 24. — Coupe transversale prise dans la même série que la précédente (quelque peu plus bas) présentant l'ébauche du second ovaire à droite et les cellules ovoïdes indépendantes de l'ovaire gauche.

Fig. 25. — Coupe transversale présentant l'ovaire gauche renfermant un œuf presque mûr avec un noyau très grand (*ofm*) et quelques œufs très peu développés (*of*); du côté gauche de la coupe on voit l'ovaire gauche ne renfermant que des œufs très jeunes et une cellule ovoïde en voie de division (*dv*).

Fig. 26. — Coupe transversale prise d'une autre série et présentant le bout libre de l'ovaire gauche occupé par l'œuf mûr et le commencement de l'ovaire droit occupé par des œufs jeunes.

Fig. 27. — Coupe transversale prise dans la troisième série; elle montre la fin de l'ovaire gauche, occupée par un œuf parfaitement mûr; l'ovaire droit se termine quelques coupes avant celle-ci.

Fig. 28. — Coupe transversale des deux vésicules latérales (*vs*) du quatrième segment du corps de la femelle.

Fig. 29. — Coupe du canal (*cor*) de la vésicule et formation des spermatozoïdes en dehors de la vésicule et de son canal (*spr*).

Fig. 30. — Coupe transversale du canal de la vésicule et ébauche de l'appendice qui doit le renfermer (*enf*).

Fig. 31, 32 et 33. — Coupes transversales présentant les progrès de la formation de l'appendice latéral renfermant le canal de la vésicule (*enf*, *ap*).

Fig. 34. — Coupe transversale du dernier segment du corps de la Nerilla, offrant le commencement du rectum entouré d'un pli de l'épithélium intestinal.

Fig. 35. — Coupe transversale du dernier segment du corps de la Nerilla, présentant le pli épidermique dorsal qui recouvre l'orifice anal.

Fig. 36. — Coupe transversale du corps d'un mâle de Nerilla, présentant

le commencement de l'épaississement dorsal de la paroi intestinale et la division des cellules constituantes (*dvo*).

Fig. 37. — Coupe transversale prise dans la même série que la précédente pour faire voir le même phénomène au stade plus avancé; en effet, on y voit les cellules énormes dans toutes les phases de la division énergique qui précède la formation des spermatozoïdes (*cld*, *gr*, *ep*).

Fig. 38. — Coupe transversale de la même série que les deux précédentes, présentant la fusion des limites des cellules indépendantes de l'épithélium intestinal.

Fig. 39. — Coupe transversale de la même série offrant les amas latéraux (*am*) en voie de formation des testicules.

Fig. 40.

Fig. 41. — Coupe transversale du cinquième (d'en bas) segment du mâle de la Nerilla qui montre presque la dernière phase de la division des cellules indépendantes (*gr*); l'agglomération de tout petits noyaux, qui serviront au développement des spermatozoïdes, occupe tout l'espace de la cavité du corps (*gr*).

Fig. 42. — Coupe transversale de la même série que la précédente, prise un peu plus bas dans la série, pour faire voir l'apparition des canaux réunis du testicule (*cmp*) et le commencement de la dislocation du système nerveux (*trn*) comme résultat de leur apparition.

Fig. 43. — Coupe transversale de la même série, prise encore plus bas, dans la région du quatrième (d'en bas) segment du corps du mâle de la Nerilla, présentant le développement des testicules (*glmb*) avec leurs canaux déférents (*cnsp*), entourant la paroi du canal éjaculateur (*cnj*). On y voit aussi les deux trajets nerveux (*trn*) avec les deux plaques musculaires ventrales (*plmv*) écartées de l'hypoderme ventral.

Fig. 44. — Coupe transversale de la même série que les trois précédentes, présentant le canal éjaculateur (*cnj*) et les testicules (*ts*).

Fig. 45. — Coupe transversale qui montre le passage des canaux déférents dans le canal éjaculateur à travers la paroi de ce dernier (*cnsp*).

Fig. 46, 47, 48, 49, 50 et 51. — Présentent la série des coupes successives du canal éjaculateur jusqu'à son orifice terminal (*ouv*) et le rapprochement des troncs nerveux de la chaîne ventrale avec les plaques musculaires ventrales de l'hypoderme ventral (*trn*, *plmv*).

Fig. 52. — La coupe transversale du rectum tout près de l'orifice anal.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

Sur la classification des Lithodinés et sur leur distribution dans les océans, par M. E.-L. Bouvier 1
Étude des phénomènes de survie dans les muscles après la mort générale, par M. Tissot 47
Études sur le développement des Crustacés, par M. Louis Roule... 163
Note sur l'odontographie des Ganoidei chondrostei, par M. N. Zograf, de Moscou 197
Note sur une espèce asiatique du genre *Zapus* (Coues), par E. de Pousargues 220
Étude sur les Locustiens, par J.-H. Fabre 221
Sur quelques singes africains appartenant aux genres *Colobus* et *Cercopithecus*, par E. de Pousargues 245
Mémoire sur l'organisation de la Nerilla antennata *O. Schmidt*, par Sophie Pereyaslawzewa 277

TABLE DES ARTICLES

PAR NOMS D'AUTEURS

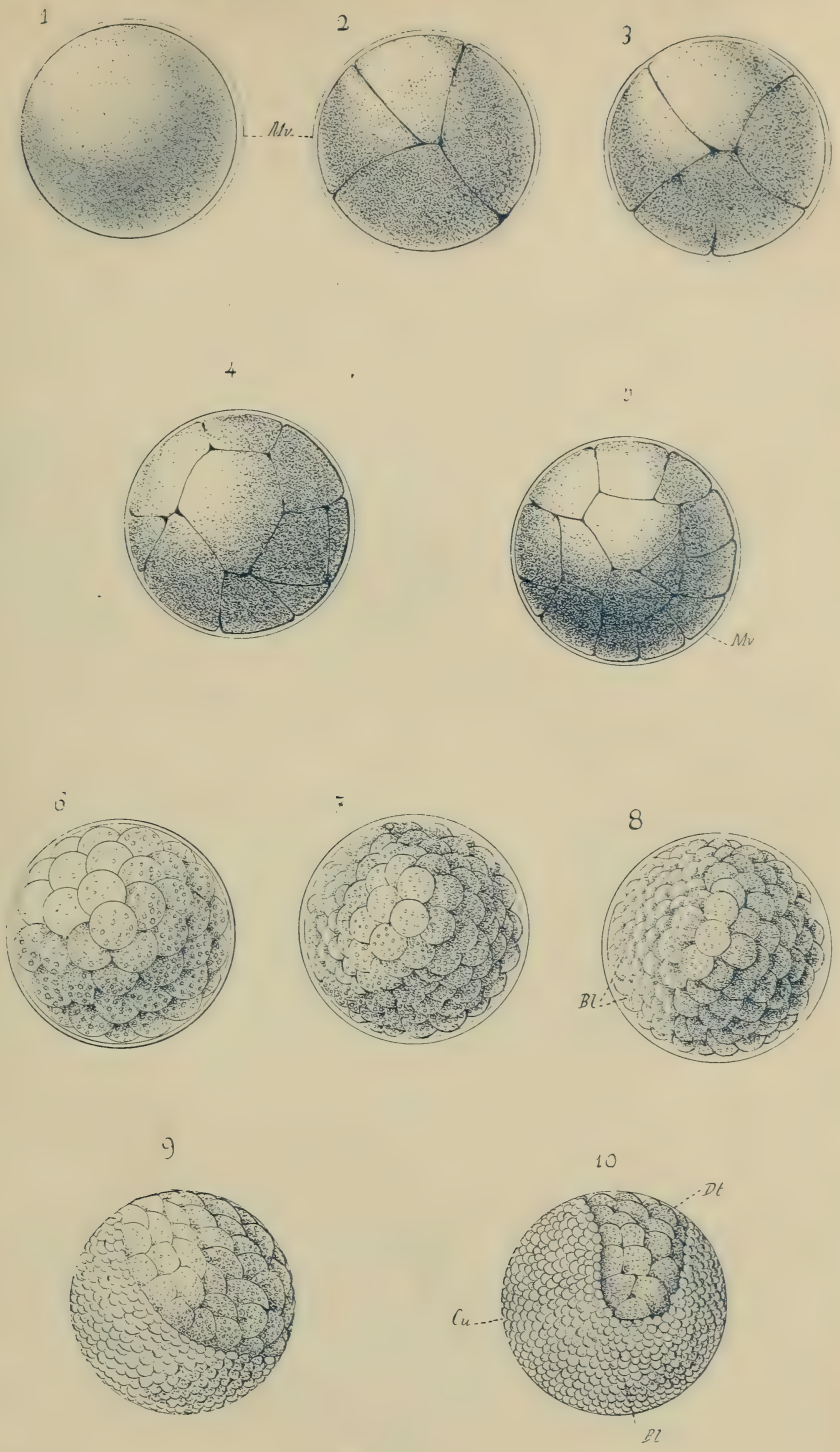
Bouvier (E.-L.). — Sur la classification des Lithodinés et sur leur distribution dans les océans 1
Fabre (J.-H.). — Étude sur les Locustiens 221
Pousargues (E. de). — Note sur une espèce asiatique du genre *Zapus* (Coues) 220
Pousargues (E. de). — Sur quelques singes africains appartenant aux genres *Colobus* et *Cercopithecus* 245
Pereyaslawzewa (S.). — Mémoire sur l'organisation de la Nerilla antennata *O. Schmidt* 277
Roule (L.). — Études sur le développement des Crustacés 163
Tissot (M.). — Étude des phénomènes de survie dans les muscles après la mort générale 47
Zograf (M. N.). — Note sur l'odontographie des Ganoidei chondrostei. 197

TABLE DES PLANCHES

ET DES FIGURES DANS LE TEXTE CONTENUES DANS CE VOLUME

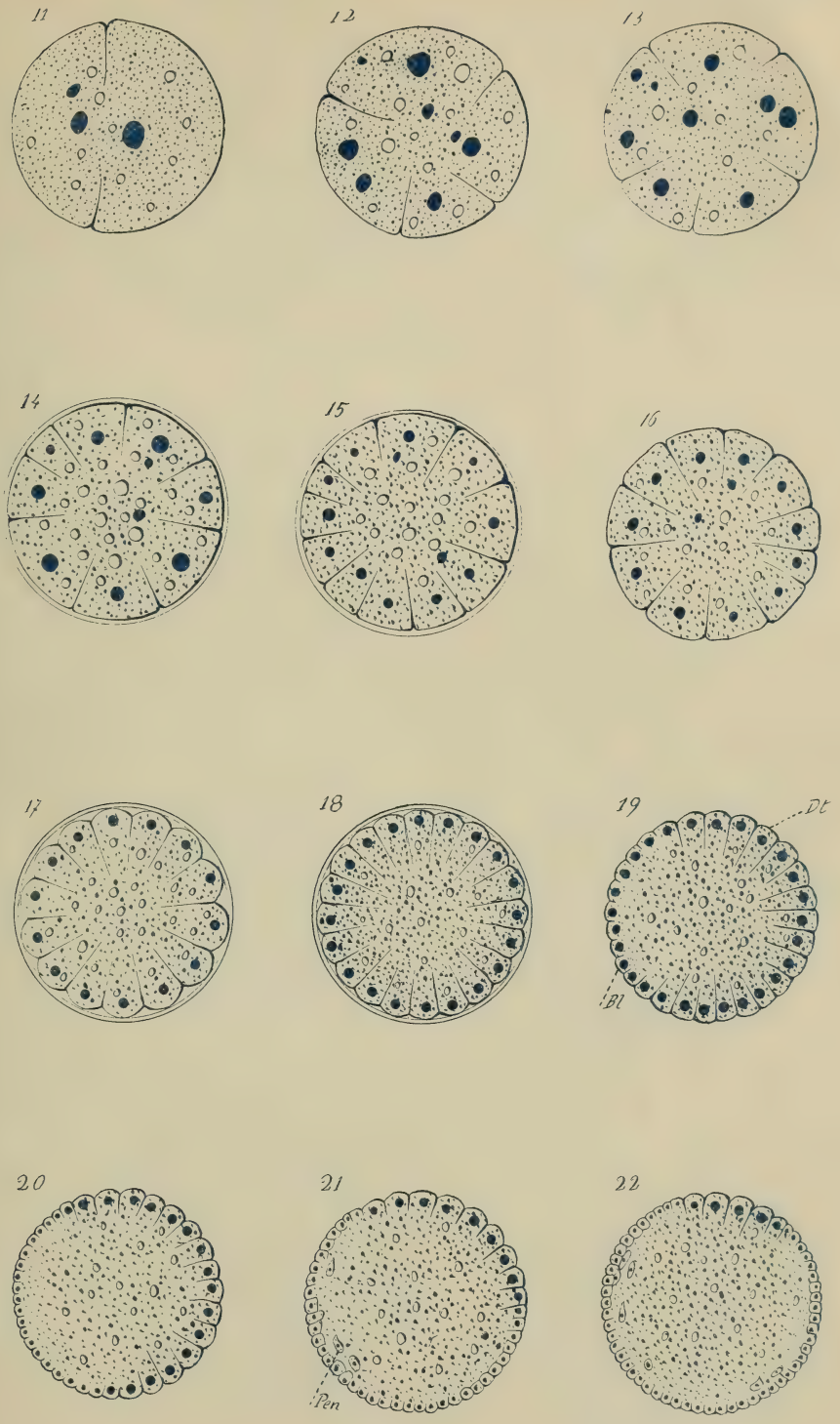
Planche 1 à 3. — Développement des Crustacés.
Planches 4 et 5. — Odontographie des Ganoidei chondrostei.
Planche 6. — Étude sur les Locustiens.
Planche 7, 8 et 9. — Organisation de la Nerilla.

Corbeil. — Imprimerie Éd. Crété.



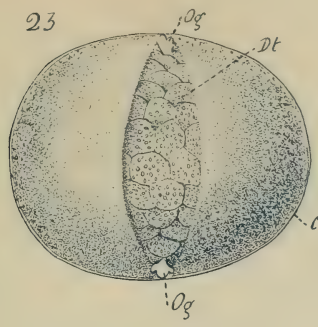
Masson & Cie, édit.

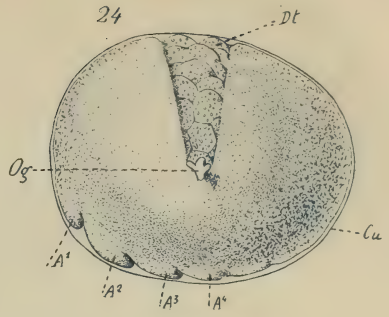
Développement des Crustacés.

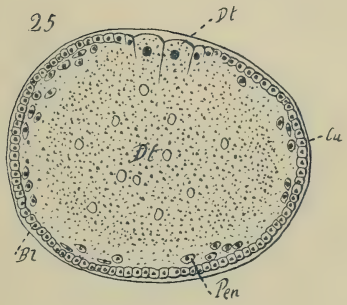


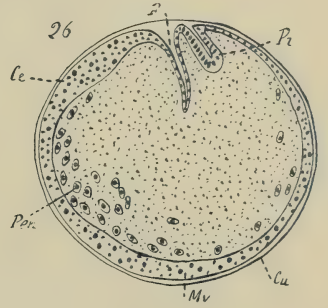
Masson & Cie, édit.

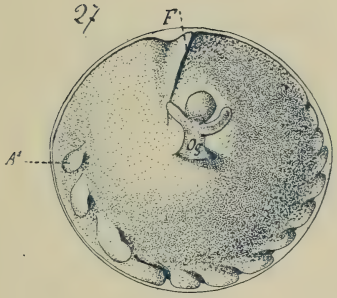
Développement des Crustacés.

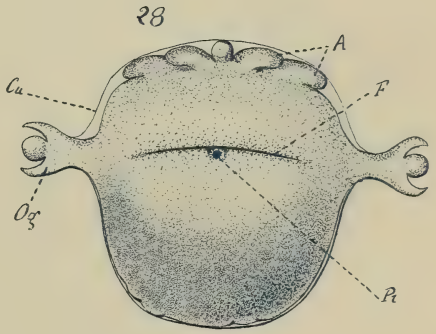


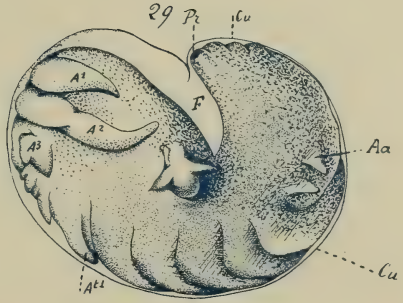


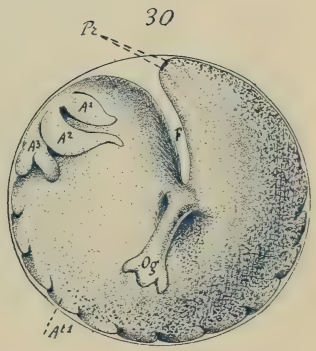






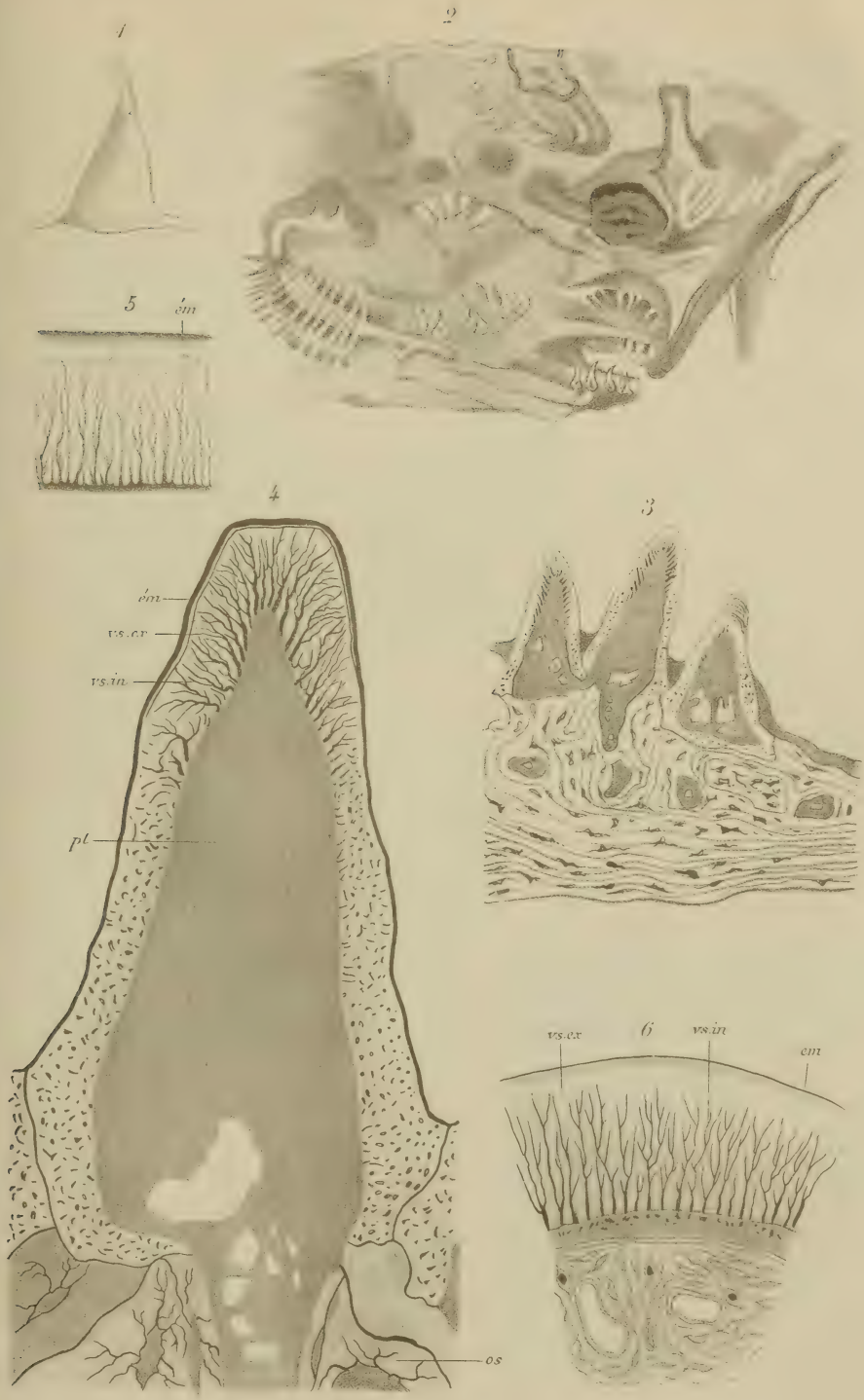






Masson & Cie, édit.

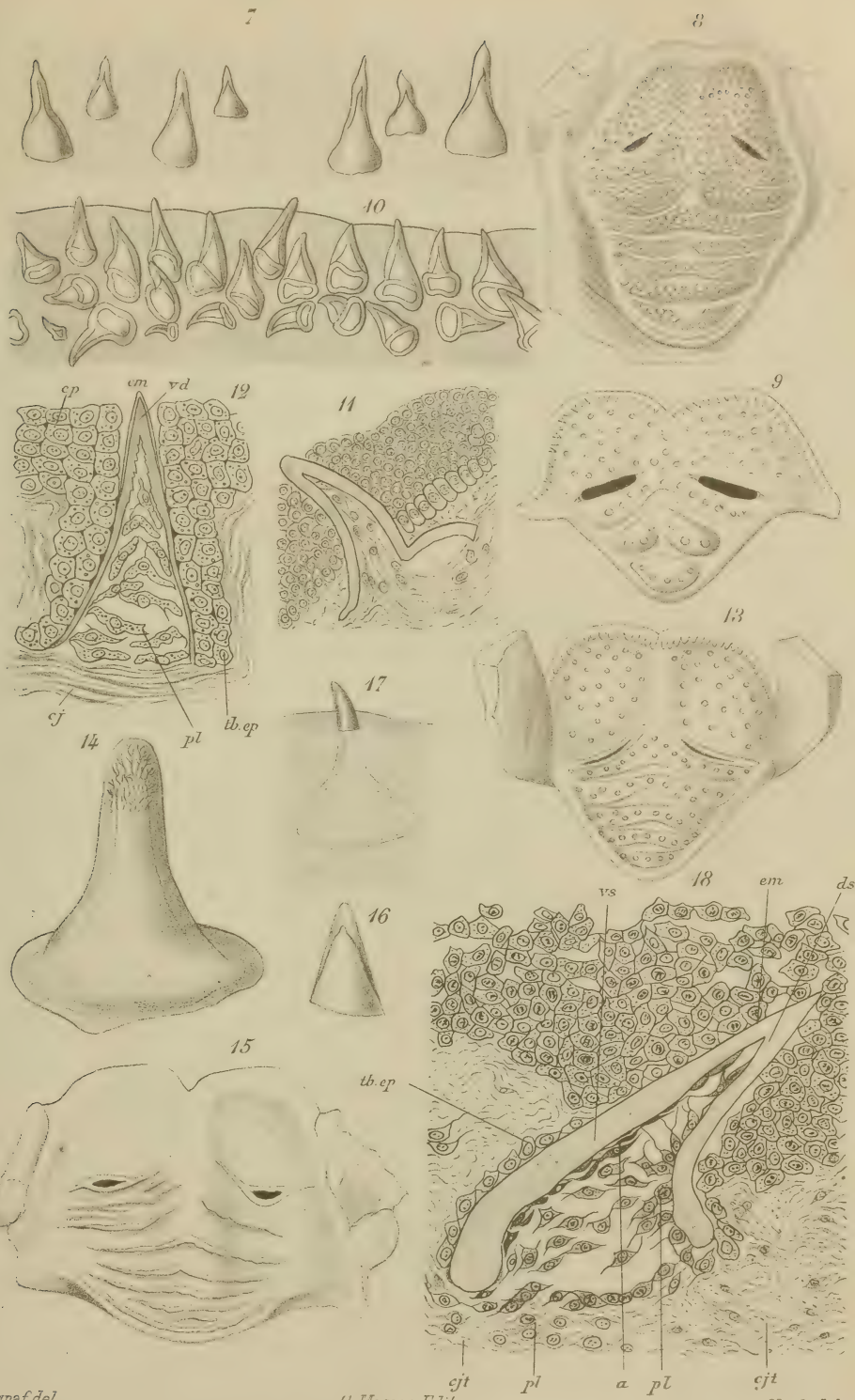
Développement des Crustacés.



Zograf del. G. Masson Editeur. Nicolet lith.

Ganoides Chondrostéens.

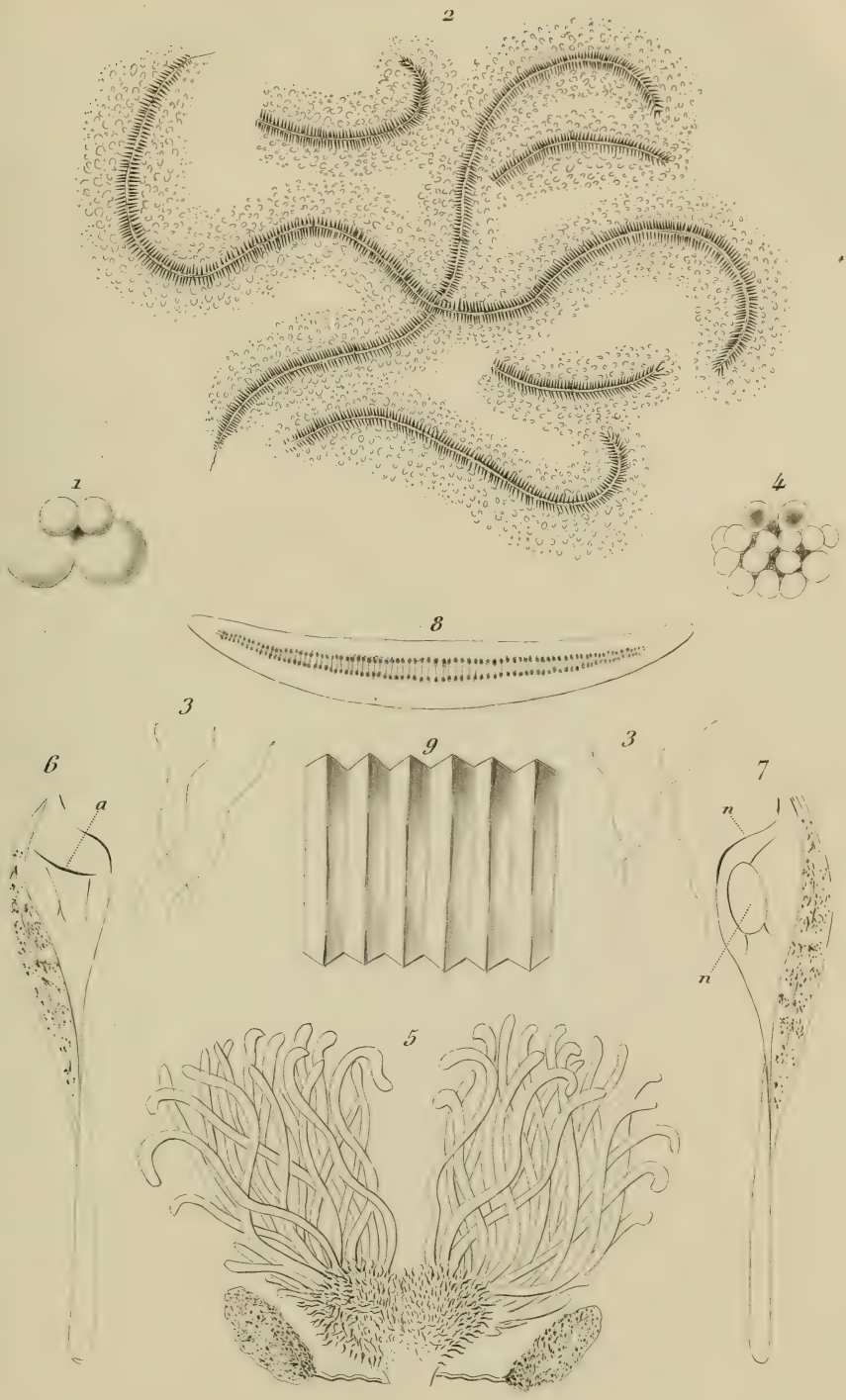
Imp.ie Lemercier Paris



Zograf del. G. Masson Editeur. Nicolet lith.

Ganoides Chondrostéens.

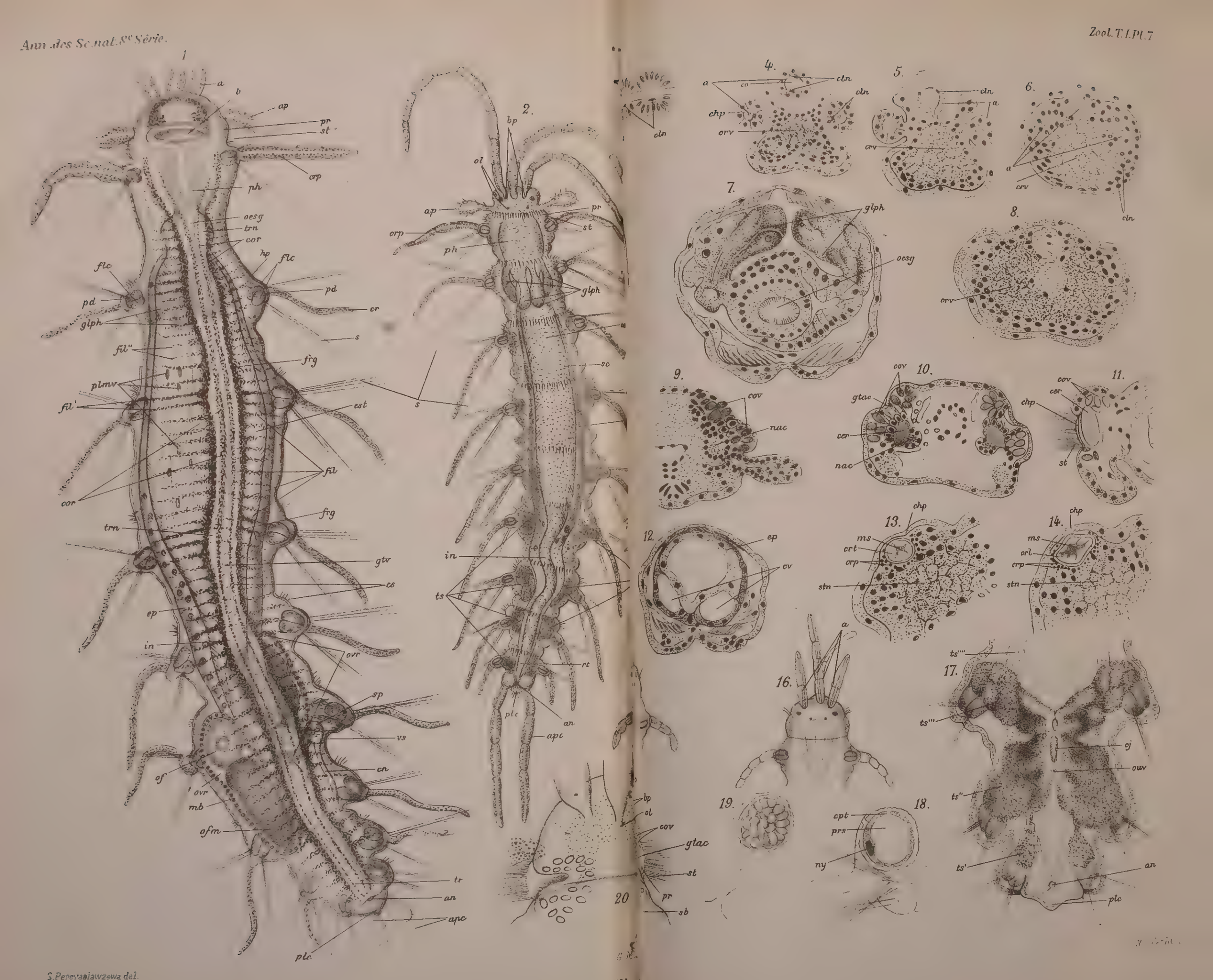
Imp. des Lacrampier Paris



Anatomie des Locustiens

Imp. Lemercier et Cie Paris.

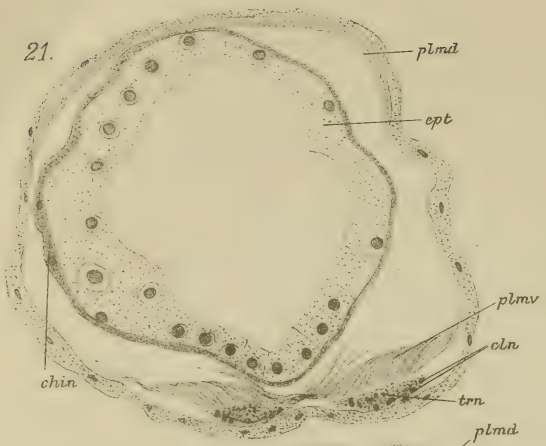
146
3



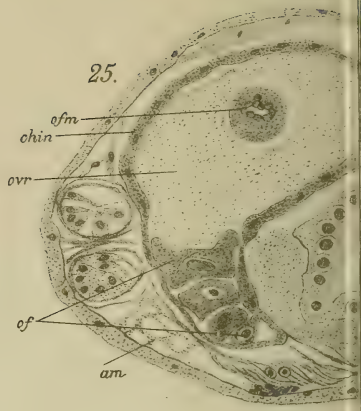
S. Pereyaslawzewa del.

Nerilla

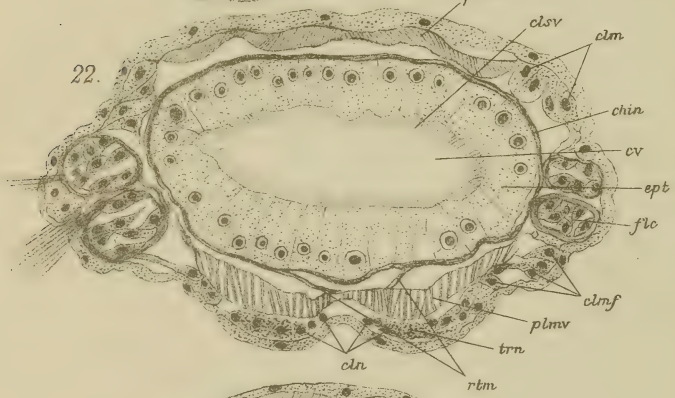
21.



25.

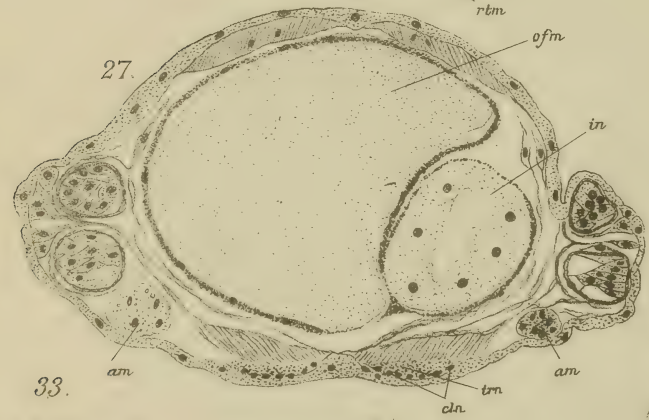


22.

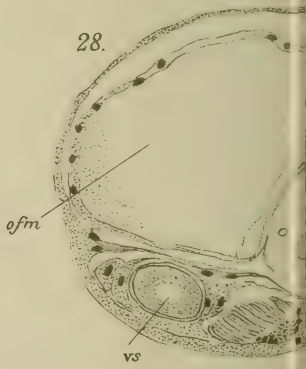


26.

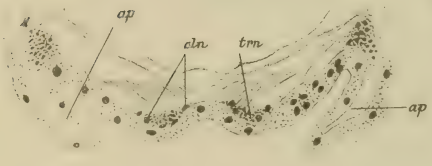
27.



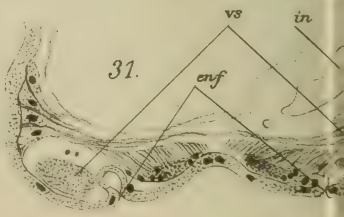
28.



33.



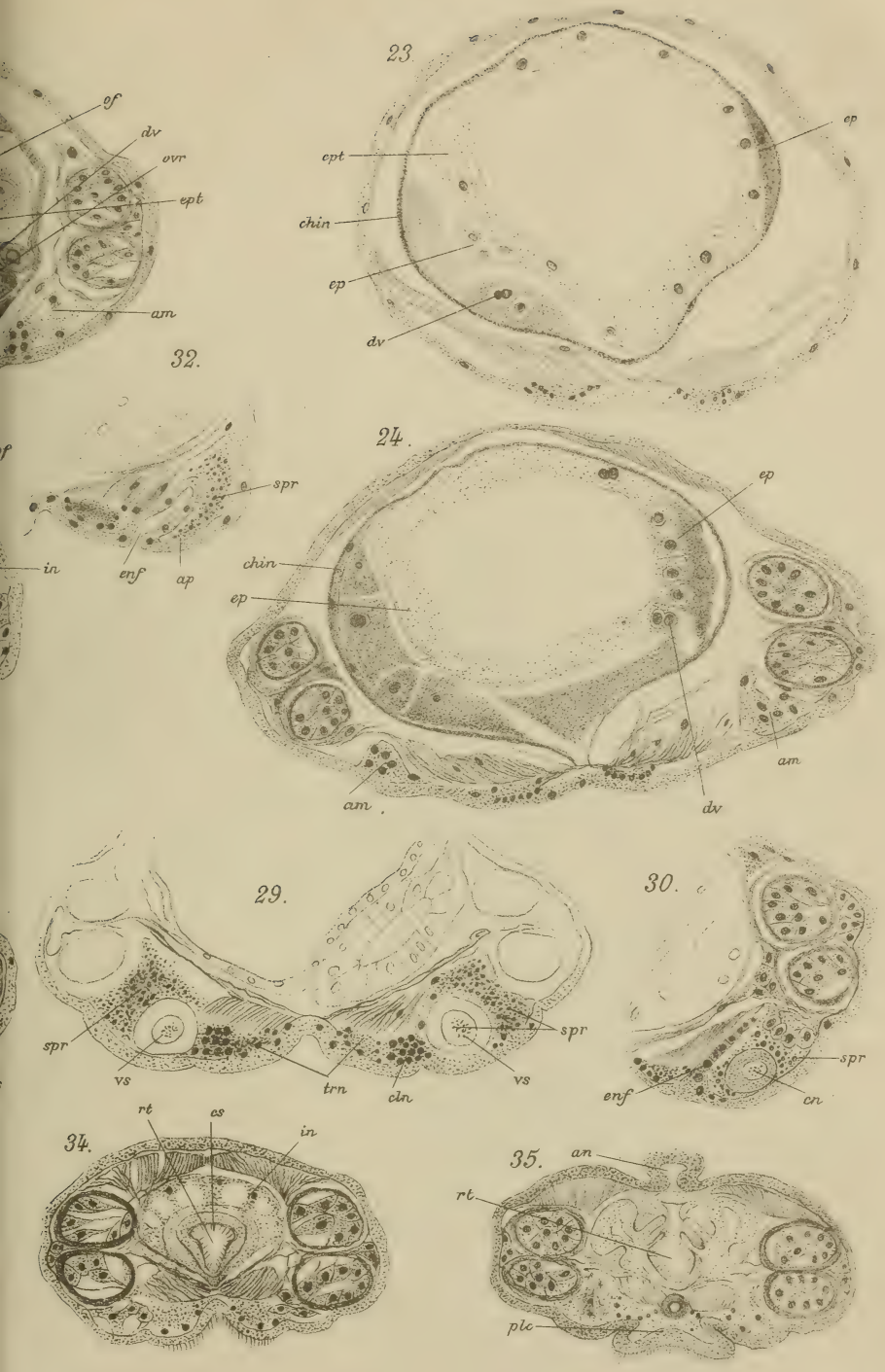
31.



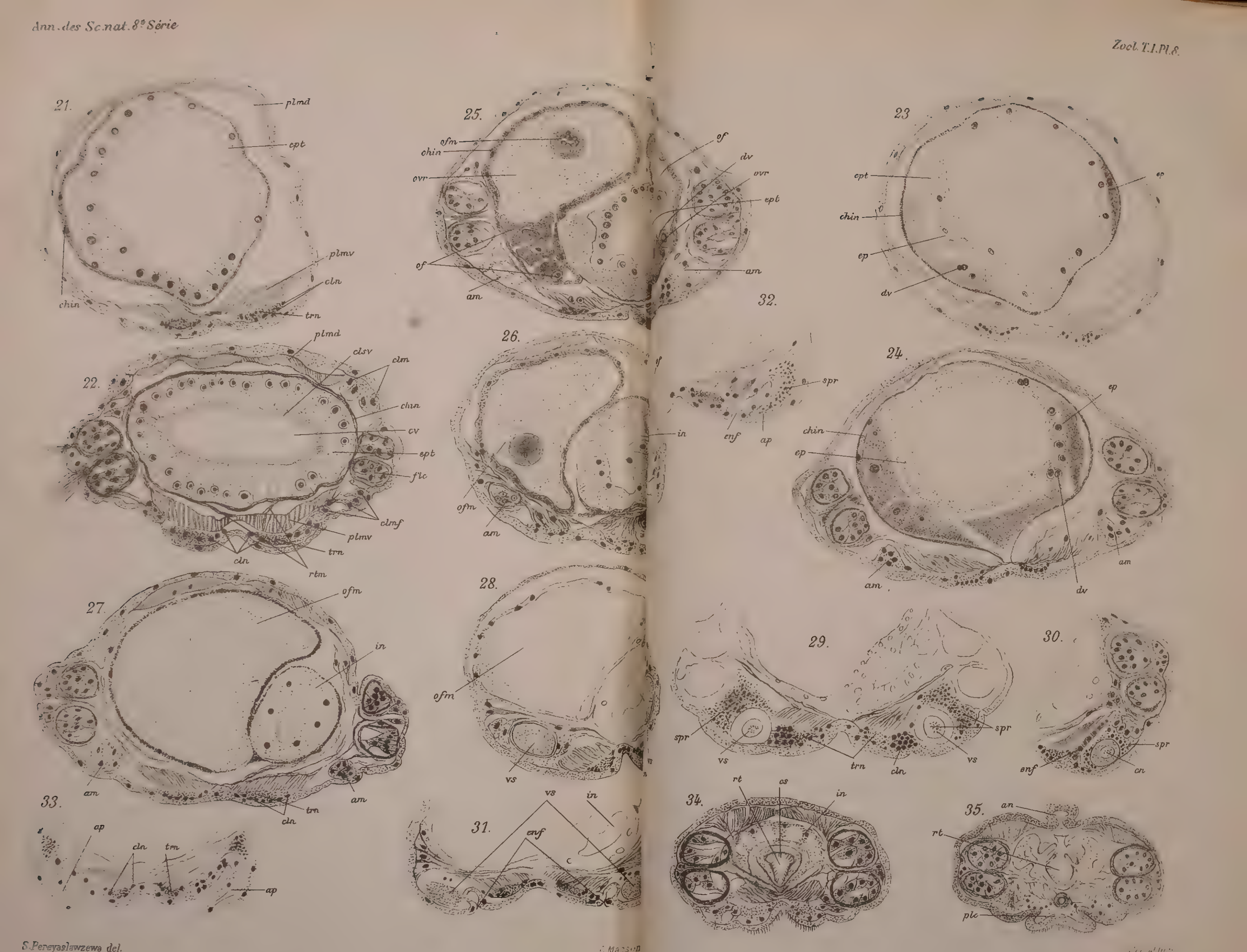
S. Pereyaslawzewa del.

Neril

Imp


23.
ep
ept
chin
ep
dv
ef
dv
ovr
ept
am
32.
spr
in
enf
ap
24.
ep
chin
ep
am
dv
am
29.
spr
vs
trn
cln
vs
spr
30.
spr
enf
cn
34.
rt
cs
in
35.
an
rt
plc

1761
3



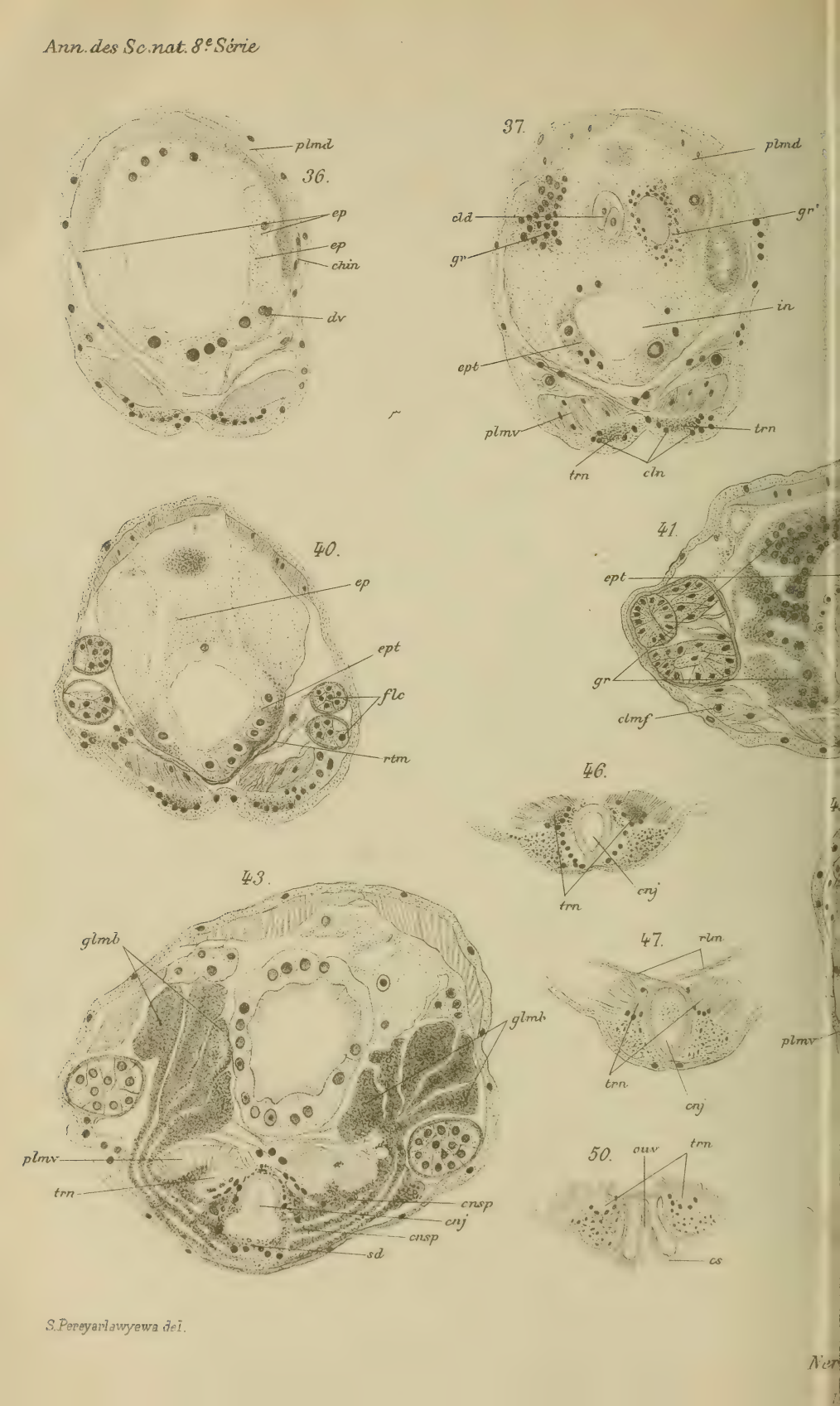
S. Pereyaslawzewa del.

G. Masson

Nerilla A.

Imp.tes Leme

Vincelline

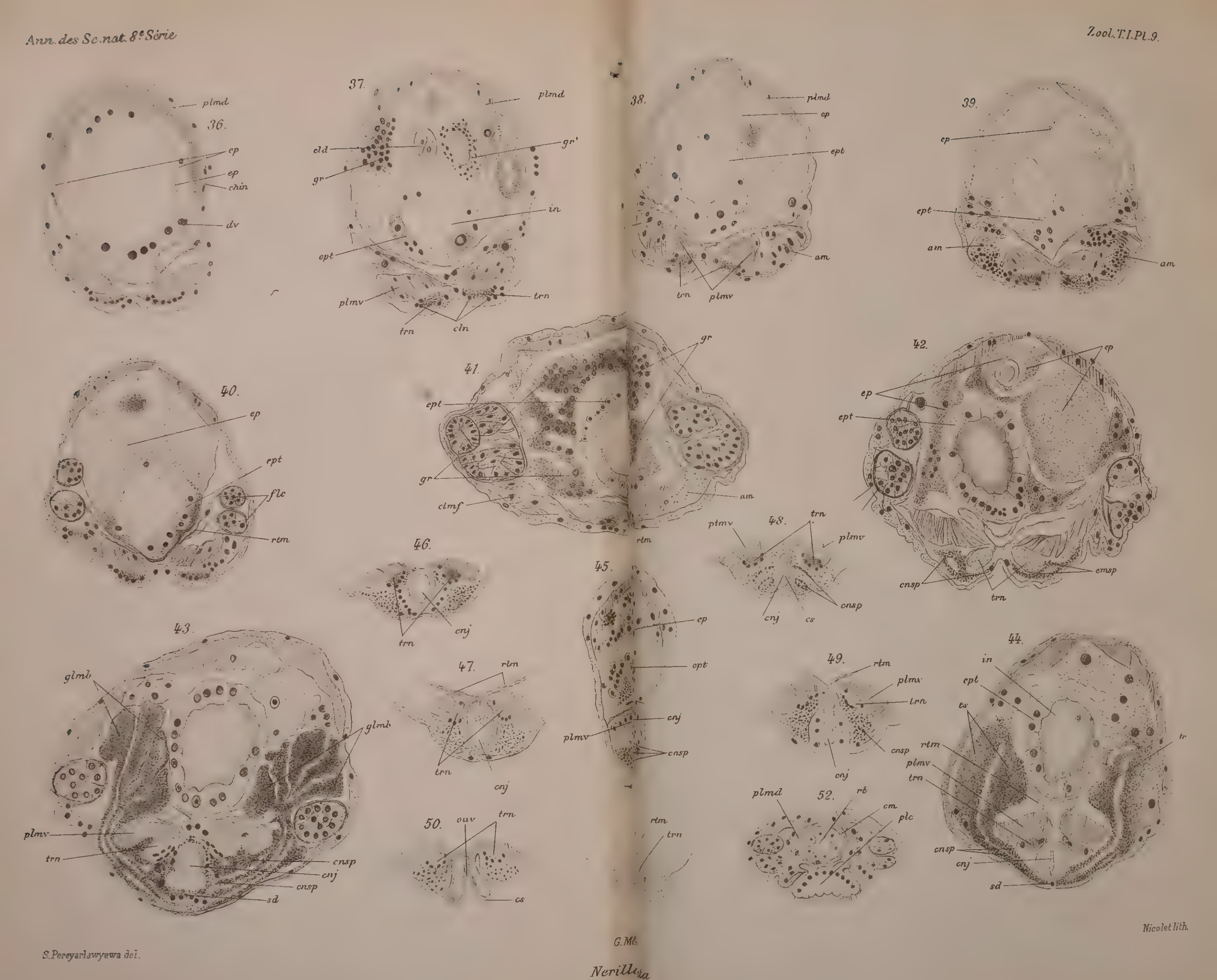


S. Pereyarlawyewa del.

Nicolet lith.

a

1465
3



S. Pereyarlawyewa del.

G. Mi

Nerilla

Imp.

Nicolet lith.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

ET

PALÉONTOLOGIE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE LA CLASSIFICATION
ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. ALPH. MILNE EDWARDS

6e SÉRIE

TOME I

Année 18 76

PARIS
G. MASSON, ÉDITEUR
LIBRAIRIE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

P 536

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01354 0950